

**Taphonomie des Howe Quarry's (Morrison-Formation, Oberer Jura), Bighorn County,  
Wyoming, USA**

**Dissertation**

**zur**

**Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)**

**der**

**Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät**

**der**

**Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn**

**vorgelegt von**

**Ioannis Michelis**

**aus**

**Düsseldorf**

**Bonn 2004**

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen  
Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Diese Dissertation ist auf dem Hochschulschriftenserver der ULB Bonn [http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss\\_online](http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss_online) elektronisch publiziert

1. Referent: PD Dr. Martin P. Sander
2. Referent: Prof. Dr. Agemar Siehl

Tag der Promotion: 17.12.2003

Inhaltsverzeichnis	
Zusammenfassung	4
Abstract	4
1. Einleitung	5
1.1 Abkürzungsverzeichnis	5
2. Die Morrison Formation	5
3. Geschichte des Howe Quarry	6
3.1 Sinclair Dinosaur Expedition, 1934	6
3.2 Erste Ergebnisse der Sinclair Dinosaur Expedition, 1934	6
3.3 Weitere Studien am Howe Quarry	8
3.4 Zweite Grabungsphase im Howe Quarry (1990-1991)	8
3.5 Neuere Forschung zum Howe Quarry	9
4. Material und Methoden	9
4.1 Allgemeines	9
4.2 Der Fundplan für die Saison 1934	10
4.2.1 R. T. Bird's Originalfundplan	10
4.2.2 Die publizierte Grabungskarte für die Saison 1934	11
4.3 Der Fundplan der SMA-Grabungen 1990-1991	12
4.4 Feld- und Katalognummern des Howe Quarry-Materials im SMA	12
4.5 Das Howe Quarry-Material	12
4.5.1 Quantität des Howe Quarry-Materials	12
4.5.2 Aufbewahrung, Präparation und Bearbeitung des Howe Quarry-Materials	12
4.6 Methoden	13
4.6.1 Taphonomische Analyse der Grabungsunterlagen	13
4.6.2 Analyse der Theropodenzähne	13
4.6.3 Sedimentologische Analyse der Morrison-Formation im Studiengebiet	13
5. Taphonomie	15
5.1 Fundstellengröße	15
5.2 Sedimentologie der Morrison Formation im Studiengebiet	15
5.3 Faziesanalyse der Morrison Formation im Bereich des Studiengebietes	19
5.4 Paläontologie	20
6. Bewertung relevanter Hypothesen zur Entstehung des Howe Quarry	30
6.1 Einsinken und Steckenbleiben der Howe Quarry-Sauropoden in nicht tragfähigem Substrat	30
6.2 Tod durch Feuer	30
6.3 Akkumulation von Sauropodenkadavern in einem Flusssystem	31
6.4 Tod durch Erstickten, Vergiftung oder Krankheiten	31
6.5 Tod durch angreifende Theropoden	31
6.6 Massensterben auf Grund eines extremen Temperatursturzes	32
6.7 Massensterben auf Grund einer Dürrekatastrophe	32
7. Hypothetisches Szenario	33
8. Ergebnisse	36
9. Danksagung	37
10. Literatur	37

## Zusammenfassung

Der Howe Quarry in Nordwyoming dokumentiert ein Massenvorkommen an Sauropoden der Morrison Formation (Oberer Jura, Kimmeridgium-Tithonium). Das Ziel dieser Arbeit ist Antworten zur Paläobiologie der Sauropoden durch Studium der Howe Quarry-Taphonomie zu erarbeiten. Dabei soll insbesondere die Frage geklärt werden, ob der Howe Quarry eine Sauropodenherde enthält. Es werden Hypothesen zur Entstehung der Massenansammlung aufgestellt und mit den taphonomischen Daten abgeglichen. Die favorisierte Hypothese wird im Detail vorgestellt. Zur Zeit ist eine genaue stratigraphische Einordnung für den Howe Quarry innerhalb der Morrison Formation nicht möglich. Die Fundschicht ist ein olivgrüner, inhomogener, mergeliger Siltstein variabler Mächtigkeit. Das ehemals schlammige Sediment wird als Wasserloch im Uferbereich eines Flusses interpretiert. Sedimentologische Daten deuten auf eine Überflutung der Fundschicht am Ende einer Dürre hin. Der Howe Quarry enthielt ca. 2400 Knochen, die zu mindestens 25 Teilskeletten gehörten. Außerdem wurden mehr als 60 isolierte Theropodenzähne geborgen. Die Fauna wird durch den Sauropoden *Barosaurus* dominiert. *Apatosaurus*, *Camarasaurus* und *Camptosaurus* treten als Minderheiten auf. Außer adults sind auch einige juvenile bis subadulte Individuen vorhanden. Räumlich sind die Teilskelette nach ihrer Größe geordnet, die zur Peripherie der Fundschicht sukzessive abnimmt. Gruppierung der meisten Teilskelette von *Apatosaurus* sowie *Camarasaurus* ist ebenfalls nachweisbar. Die Mehrheit der Knochen ist nicht verwittert. Die meisten wurden in einer subhorizontalen Orientierung gefunden. Einerseits variiert die Vollständigkeit der Teilskelette zwischen stark zerfallen und bis zu 50 % vollständig. Andererseits gibt es auch viele Gemeinsamkeiten im Zerfallsmuster. Die relative Unvollständigkeit steht in starkem Kontrast zur Erhaltung von Material, das selten bei anderen Sauropodenskeletten dokumentiert wurde (z.B. Schädel, Claviculae, Sternalrippen, kohlige Haut, in situ fossilisierter Mageninhalt mit Gastrolithen). Die regelmäßige Beobachtung aufrecht stehender, artikulierender distaler Extremitäten ist von taphonomischer Bedeutung, weil sie eine autochthone Situation dokumentieren. Die Erhaltung von Haut deutet auf Mumifizierung hin. Die Unterrepräsentierung der Femora und der Elemente aus dem Sacropelvicalkomplex wurde sehr wahrscheinlich durch Aasfresser hervorgerufen. Das Howe Quarry-Leichenfeld wird als das Resultat einer extremen Dürre interpretiert. Aufgrund der Dürre versammelten sich physisch geschwächte Tiere an einem schlammigen Wasserloch, das vor ihrem Tod austrocknete. Als die toten Körper zur Seite fielen waren viele distale Extremitätenhälften im sich verfestigenden Sediment fixiert. Aasfressende Theropoden verursachten die Disartikulation der Sauropodenskelette, wobei die Juvenilen den höchsten Grad der Disartikulation zeigen. Obwohl Mumifizierung zum Teil vorhanden ist, deutet das Fehlen von Verwitterungsspuren darauf hin, dass nur eine relativ kurze Zeit bis zur Bedeckung verging. Am Ende der Dürre initiierten starke Überflutungen die Bedeckung der Knochenschicht. Der Howe Quarry ist eine außergewöhnliche Lokalität dessen Merkmale von keiner anderen Sauropodenfundstellen bekannt sind. Das Dürreszenario enthält Implikationen, die höchst wahrscheinlich eine Interpretation der Howe Quarry Sauropoden als Mitglieder einer Herde ausschließen.

## Abstract

The Howe Quarry in northern Wyoming documents a mass accumulation of sauropods from the Morrison Formation (Upper Jurassic, Kimmeridgian-Tithonian). The aim of this work is to achieve answers about the paleobiology of sauropods through study of the Howe Quarry's taphonomy. Especially the question if the Howe Quarry contains a sauropod herd had to be solved. Hypotheses concerning the formation of the mass accumulation will be developed and compared with the taphonomic data. The favourite hypothesis will be presented in detail. To date it is not possible to constrain the precise stratigraphic position of the Howe Quarry within the Morrison Formation. The fossil bed is an olive-green, inhomogeneous, marly siltstone of variable thickness. The former muddy sediment is interpreted as a waterhole within a levee of a river. Sedimentological data indicate flooding of the bone layer at the end of a drought. The Howe Quarry contained about 2400 bones which belong to at least 25 partial skeletons. In addition, more than 60 isolated theropod teeth were collected. The fauna is dominated by the sauropod *Barosaurus*. *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, and *Camptosaurus* appear in minority. Beside some adults there are also several juvenile to subadult individuals present. Spatially, the partial skeletons were sorted by size which decreased successively towards the periphery of the fossil bed. Grouping of most partial skeletons of *Apatosaurus* as well as *Camarasaurus* is also evident. The majority of the bones is not weathered. Most were found in a sub horizontal orientation. On the one hand the preservation of the partial skeletons ranges between highly disarticulated and up to about 50% complete. On the other hand there are also many parallels in the disintegration pattern. The relative incompleteness is in marked contrast to the preservation of material which rarely has been documented for other sauropod skeletons (e. g. skulls, claviculae, sternal ribs, carbonised skin, in situ fossilised stomach contents with gastroliths). The frequent observation of upright standing, articulating distal extremities is of taphonomic importance because they document an autochthonous situation. The preservation of skin indicates mummification. The under representation of femora and elements from the sacropelvic complex most likely have been produced by scavengers. The Howe Quarry-carass-field is interpreted as the result of a severe drought. Caused by the drought, physically weakened animals gathered at a muddy waterhole which dried up before they died. As the dead bodies fell on their sides, many distal halves of

extremities were locked in the solidifying sediment. Scavenging theropods caused disarticulation of the sauropod skeletons with juveniles showing the highest degree of disintegration. Though mummification is partially present, lack of weathering indicates a relatively short time until burial. At the end of the drought flash floods initiated the burial of the bone layer. The Howe Quarry is an extraordinary locality whose characteristics are unknown from any other sauropod occurrence. The drought scenario includes implications which most likely preclude an interpretation of the Howe quarry sauropods as members of a herd.

## 1. Einleitung

Fährtenfolgen von sauropoden Dinosauriern sind im Fossilbericht weit verbreitet. Einige dieser Fährtenfolgen sind durch eine parallele Orientierung gekennzeichnet und scheinen gleichzeitig entstanden zu sein. Daher darf es nicht verwundern, dass dies als Indiz für ein Herdenleben der Sauropoden angenommen wurde (Bakker 1968, Bird 1985, Dodson 1990, 1991, Farlow 1987, 1992, Leonardi 1984, Lockley 1987, 1991a, b, 1995, Lockley & Hunt 1995, Lockley et al. 1986, 1994, Ostrom 1985). Dabei ist eine Fährtenfolge bekannt, die offenbar ausschließlich von juvenilen Sauropoden erzeugt wurde (Lockley et al. 1994). Es gibt aber auch Fährtenfolgen von Sauropodenherden, die sowohl aus adulten als auch aus juvenilen Tieren bestand (Bakker 1968). Dem hingegen sind Hinweise für ein Herdenleben von Sauropoden, die auf Körperfossilien beruhen, kaum bekannt und nur wenig untersucht.

Ein Beispiel hierfür ist die Sauropodenfauna des Howe Quarry's aus der oberjurassischen Morrison Formation von Nordamerika. Hierbei handelt es sich um eine Fundstelle, die durch ein reiches Vorkommen von Sauropodenknochen, die auf einem eng begrenzten Areal gefunden wurden, und daher von verschiedenen Autoren (Brown 1935, Bird 1985, Czerkas & Czerkas 1990, Breithaupt 1997, Farlow & Brett-Surman 1997) als Anzeichen für ein Massensterben einer Sauropodenherde gewertet wurden. Anhand einer genauen taphonomischen Analyse des Howe Quarry's soll in der vorliegenden Arbeit exemplarisch untersucht werden, ob durch eine solche Fundsituation die Existenz einer Sauropodenherde nachgewiesen werden kann.

### 1.1 Abkürzungsverzeichnis

**AMNH** – American Museum of Natural History, New York, USA; **SMA** – Sauriermuseum Aathal, Aathal, Schweiz; **YPM** – Yale Peabody Museum of Natural History, New Heaven, USA

## 2. Die Morrison Formation

Die terrestrischen Sedimente der Morrison-Formation wurden von Cross (1894) nach der gleichnamigen Ortschaft nahe der Typuslokalität benannt, die sich westlich von Denver im US-Bundesstaat Colorado befindet. Die geographische Verbreitung der Morrison-Formation liegt im Westen Nord Amerikas. In den USA reicht sie von Montana und North Dakota im Norden bis nach Arizona, New Mexico und Oklahoma im Süden (Dodson et al., 1980a, b, Imlay 1980, Fiorillo & McCarty, 1996). In Kanada sind die nördlichen Äquivalente der Morrison-Formation im südlichen Manitoba, Saskatchewan, British Columbia und Alberta verbreitet und werden dort zur Kootenay-Gruppe zusammengefasst (Gibson 1985). Verschiedene Autoren schätzen die Verbreitung der Morrison-Formation auf ca. 1 bis mehr als 1,5 Millionen km<sup>2</sup> (Mook 1916, Dodson et al. 1980a, b, Carpenter 1997, Chure et al. 1994).

Marine Sedimente des mittleren und teilweise auch des oberen Jura bilden in der Regel das Liegende der Morrison Formation. Diese Abfolge mariner Sedimente stammt aus dem sogenannten Sundance-Meer, das sich mit dem Ende des Oxfordiums nach Norden zurückzog (Imlay 1952, 1980, Dodson et al. 1980a, b, Love & Christiansen 1985, Blackstone 1988). Im Hangenden der Morrison Formation konnte eine Diskordanz festgestellt werden. Darauf folgen Ablagerungen der unteren Kreide (Imlay 1952, 1980, Dodson et al. 1980a, b, Love & Christiansen 1985, Blackstone 1988). Daraus ergibt sich ein oberjurassisches Alter der Morrison Formation, das durch eine Vielzahl radiometrischer und paläontologischer Datierungen bestätigt wurde (Litwin et al. 1998, Schudack et al. 1998, Kowalis et al. 1998). Das genaue Alter der Morrison Formation reicht dabei vom Kimmeridgium bis ins untere Tithonium. Currie (1997, 1998) kommt mit seinem sequenzstratigraphischen Ansatz einer Gliederung der Morrison Formation zu deutlich jüngeren Altern für die jüngsten Morrison-Sedimente, die jedoch nicht mit den bereits erwähnten Datierungen übereinstimmen.

Obwohl die Morrison Formation in eine Vielzahl regionaler und überregionaler stratigraphischer Einheiten untergliedert wurde ist bis dato noch keine verlässliche Gliederung der Formation im nördlichen Wyoming, in dem sich auch das Studiengebiet befindet, erfolgt. Im Studiengebiet wird die Morrison Formation im Liegenden durch marine Sedimente der Sundance Formation und im Hangenden durch terrestrische Ablagerungen der Cloverly Formation eingfasst.

Der paläogeographische Sedimentationsraum der Morrison Formation lag zwischen 30° und 40° nördlicher Breite (Demko & Parrish 1998). Strukturell kann dieser Sedimentationsraum in eine Kordillierenfront im Westen, einem östlich anschließenden Foredeep-Basin, einem Forebulge-Aufbruch sowie einem Back-bulge Basin, welches weiter östlich in ein cratonisches Becken übergeht (Currie 1997, 1998, Demko et al. 2004). Eine

entscheidende Rolle für das Paläoklima der Morrison Formation spielt dabei die Kordillerenfront im Westen. Sie verhinderte, dass regenreiche Wolken die Ebenen im Osten erreichten und führte somit zu einem überwiegend warmen, trockenen bis semiariden Klima mit saisonaler Prägung (Demko & Parrish 1998, Demko et al. 2004, Parrish et al. 2004, Hasiotis 2004, Dunagan & Turner 2004). Regionale Unterschiede im Paläoklima ließen dabei ein Mosaik verschiedenster Umweltbedingungen entstehen (Hasiotis 2004, Engelmann et al. 2004). Dennoch gab es einen generellen Gradienten vom trockenerem Klima im südlichen bis hin zu einem etwas feuchteren, mediterranen Klima im nördlichen Morrison-Sedimentationstraum (Parrish et al. 2004, Good 2004, Hasiotis 2004).

### 3. Geschichte des Howe Quarry

#### 3.1 Sinclair Dinosaur Expedition, 1934

Barnum Brown, damaliger Kurator für fossile Reptilien am AMNH, war 1932 auf einer Erkundungsreise im Bighorn Basin Nordwyomings, als er durch Frau M. I. Austin auf Funde von Dinosaurierknochen aufmerksam wurde (Brown 1935, Breithaupt 1997). Sie befanden sich auf der Howe Ranch, einige km nördlich der Ortschaft Shell (Abb. 1). Der Grundeigentümer, Barker Howe, führte Brown zum Fundort, an dem die fossilen Knochen an der Basis eines Hügels herauswitterten. Brown leitete mit seinem Team eine improvisierte Grabung ein und musste schon bald feststellen, dass die Fundschicht in der zur Verfügung stehenden Zeit nicht ausgebeutet werden konnte (Bird 1985). Die Ausgrabung wurde auf einen späteren Zeitpunkt verschoben. Wie Brown (1935) schrieb war dies 1933 aus finanziellen Gründen nicht möglich (Bird 1985). Brown sorgte jedoch dafür, dass in diesem Sommer der Hügel im Hangenden der Fundschicht auf einer Fläche von ca. 22 mal 15 m abgetragen wurde (Brown 1935). Lediglich eine dünne Gesteinsschicht wurde im Hangenden belassen, um die Fossilien vor der Witterung zu schützen. Im Jahr 1934 konnte die Sinclair Refining Company dafür gewonnen werden eine Expedition großzügig zu finanzieren (Bird 1985, Brown 1935, Breithaupt 1997). So wurde der Steinbruch auf der Howe Ranch vom 1. Juni bis zum 17. November 1934 betrieben.

Brown (1935) schilderte detailliert die Fundumstände sowie die Ausgrabungsarbeiten. Der Abbaubetrieb wurde der Fundschicht folgend und unter Abtragung der hangenden Schichten in den Hügel fortgesetzt (Bird 1985). Weil man erkannte, dass es sich um eine Ansammlung mehrerer, größtenteils vollständiger Individuen handelte (Brown 1935, Bird 1985, Breithaupt 1997), war man bestrebt die Skelette nach ihrer Präparation im AMNH auszustellen. Um auch später, während der Präparation, in der Lage sein zu können die Skelettelemente einzelner Individuen zu unterscheiden, war es nötig eine Fundkarte während der Grabung anzufertigen (Bird 1985, Breithaupt 1997). Ein Gitter sollte die Kartierung der Funde erleichtern (Brown 1935). Die Grabungsfläche wurde durch ein Netz mit Feldgrößen von 1 x 1 Yard (0,914 x 0,914 m) gegliedert und die einzelnen Felder nummeriert (Brown 1935, Bird 1985, Czerkas & Czerkas 1990; Abb. 2). Das durch weiße Schnüre angebrachte Netz wurde nicht nach den Himmelsrichtungen ausgerichtet, sondern scheint am Ausbiss der Fundschicht orientiert worden zu sein. Das Gitter umfasste 18 Reihen zu je 21 Feldern.

Die Fundschicht wurde großflächig freigelegt und die Knochen solange im Gestein belassen bis sie auf dem Fundplan aufgenommen wurden (Brown 1935, Bird 1985, Breithaupt 1997). Da nicht alle Knochen horizontal in der Fundschicht lagen, ist versucht worden, die räumliche Lagerung der Knochen auf der Karte darzustellen (AMNH schriftliche Notiz). Nach Brown's Angaben sollen schließlich ca. 4000 Knochen geborgen und, in 144 große Kisten verpackt, in das AMNH gebracht worden sein (Brown 1935, Bird 1985, Brinkmann & Siber 1992, Breithaupt 1997).

#### 3.2 Erste Ergebnisse der Sinclair Dinosaur Expedition, 1934

Am Howe Quarry-Fundmaterial selbst wurde nur wenig präpariert und gearbeitet (Bird 1985, Brinkmann & Siber 1992, McIntosh et al. 1997). Vermutlich stützen sich die Bestimmungen der im Howe Quarry vertretenen Taxa durch Brown (1935) überwiegend auf die während der Ausgrabung vorgenommenen Untersuchungen, so dass es sich dabei wohl nur um vorläufige Ergebnisse handeln kann. Da sich jedoch alle späteren Publikationen zur Dinosaurierfauna des Howe Quarry's auf Brown (1935) beziehen, sind Ergebnisse, die aus der Zusammensetzung der Howe Quarry-Fauna abgeleitet wurden (Dodson et al. 1980a, b, Bird 1985, Brinkmann & Siber 1992, Breithaupt 1997, Breithaupt et al. 2000) mit Vorsicht zu benutzen. Ein Teil der nicht präparierten Funde ist während eines Lagerbrandes im AMNH zerstört worden (Colbert schriftliche Mitteilung). Schon aus diesem Grund kann eine Faunenliste des Howe Quarry's nicht mehr exakt sein.

Die Faunenelemente werden nach Brown's (1935) Angaben von den Sauropoden *Barosaurus* und *Camarasaurus*, den Ornithopoden *Camptosaurus* und mehrere Dutzend isolierter Theropodenzähne bestimmt. Allerdings scheint die Verwendung von Rekonstruktionsabbildungen des Sauropoden *Diplodocus* in Brown's Bericht (1935, Fig. S. 7) bei späteren Arbeiten anderer Autoren zu Missverständnissen hinsichtlich der Faunenzusammensetzung geführt zu haben. Dort wird *Diplodocus* nämlich ebenfalls in die Faunenliste übernommen (Dodson et al. 1980a, b; s. a. Breithaupt 1997, Breithaupt et al. 2000). Reste des Ornithopoden

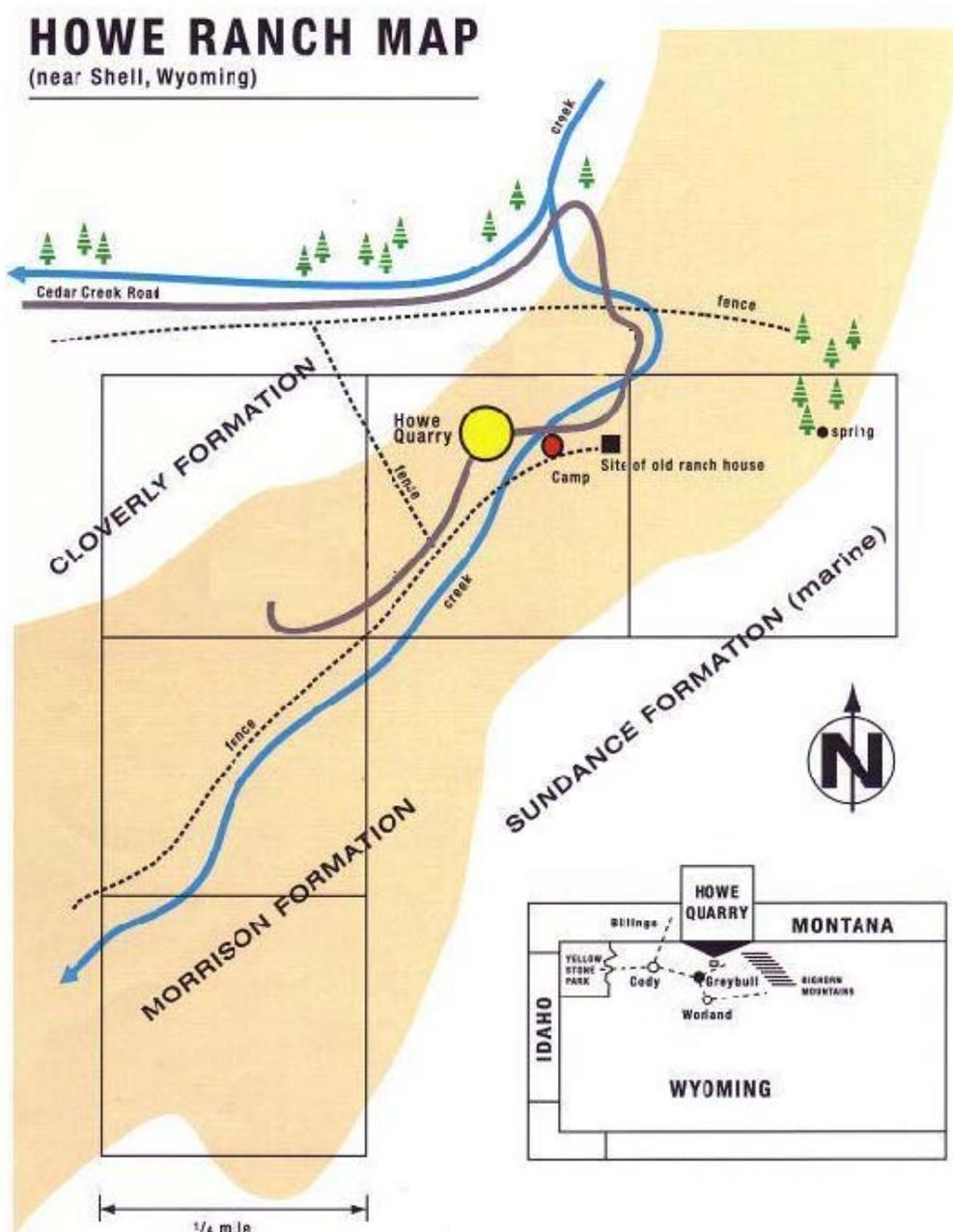


Abb. 1: Diese Karte zeigt die geographische Position des Howe Quarry's. Er befindet sich am Westrand der Bighorn Mountains im Norden von Wyoming. Die Howe Ranch, auf der sich die Fundstelle befindet, liegt in einem Tal, in dem Sedimente der Morrison Formation anstehen. Dieses Tal wird im Westen durch eine Hügelkette begrenzt, die aus Sedimenten der Cloverly Formation besteht. Im Osten wird das Tal durch eine weitere Hügelkette eingefasst. Dort stehen Sedimente der Sundance Formation an (verändert nach Premru).

*Camptosaurus* sollen in zwei Bereichen des Howe Quarry's häufig gewesen sein (Brown 1935). Dagegen wird die Existenz des Ornithischiers *Stegosaurus* ausdrücklich verneint (Brown 1935). Außerdem berichtet Kirkland (1987, 1998) von der Existenz eines anterioren Fragments einer unteren Zahnplatte des Lungenfisches *Ceratodus robustus*.

Weiterhin machte Brown (1935) Angaben zur Sedimentologie und Taphonomie der Fundstelle (s. a. Bird 1985, S. 56). Abschließend schilderte Brown in seinem Bericht ein Todesszenario für diese Fundstelle. Nach der damals gültigen Lehrmeinung sollen die Sauropoden ursprünglich in einer weiten Seenlandschaft eine aquatische Lebensweise geführt haben (z.B. Mook 1915, 1916, 1918, Brown 1935). Zum Ende des Juras trockneten die Seen weitgehend aus, so dass die Sauropoden auf Grund ihrer Lebensweise gezwungen waren sich in den letzten Tümpeln zu sammeln. Nachdem auch diese austrockneten, sollen die Sauropoden dort gestorben sein. Seit der Veröffentlichung des Expeditionsberichtes durch Brown (1935) ist keine weitere Arbeit von Bedeutung zur

Taphonomie des Howe Quarry's publiziert worden. Bird (1985) berichtete ebenfalls von der Ausgrabung und anschließenden Präparation sowie der Erhaltung des Materials und gab weitere Angaben zur Taphonomie der Funde.



Abb. 2: Dieses Foto des Howe Quarry's wurde mit Blickrichtung nach Norden aufgenommen. Es zeigt die weißen Schnüre, welche die Grabungsfelder im Abstand von 1 Yard (0,914 m) begrenzen. Sie dienen zur Anfertigung eines Grabungsplans und sind auch auf der publizierten Version des Plans zu erkennen (AMNH Foto-Archiv).

### 3.3 Weitere Studien am Howe Quarry

Die Sinclair Dinosaur Expedition 1934 blieb für mehrere Jahrzehnte die einzige Grabung am Howe Quarry. Der Fundort wurde erst Mitte der Siebziger Jahre wiederentdeckt (Dodson et al. 1980a), wobei auch eine Sauropodenfibula (YPM ID VP.007448) unbestimmter taxonomischer Zugehörigkeit aufgesammelt und dem YPM übergeben wurde (Turner persönliche Mitteilung). Zweck dieses Aufenthaltes war eine taphonomische Untersuchung dieser Lokalität. Im Zusammenhang mit taphonomischen Daten von Fundstellen aus der gesamten Morrison-Formation sollte eine Synthese zur Paläobiologie der Morrison-Fauna entstehen. Hierzu wurden zwei Artikel publiziert, die auch zum Howe Quarry einige Daten und Interpretationen liefern (Dodson et al. 1980a, b).

### 3.4 Zweite Grabungsphase im Howe Quarry (1990-1991)

Durch das Buch von R. T. Bird (1985), dem Chefpräparator Barnum Browns, der ebenfalls an der Sinclair Dinosaur Expedition teilnahm, wurde Ende der achtziger Jahre der professionelle Fossilienausgräber Hans-Jakob Siber auf den Howe Quarry aufmerksam. Er fand in diesem Buch Informationen, die darauf hinwiesen, dass 1934 nicht die gesamte Fundschicht ausgebeutet wurde. Stattdessen mussten noch weitere Knochen tiefer im Hügel unausgegraben vorliegen. Dies wird durch die schriftliche Notiz im AMNH-Archiv bestätigt. Siber organisierte für 1989 eine Expedition zum Howe Quarry, um diese Schlussfolgerungen zu überprüfen und fand tatsächlich fossile Knochen im noch anstehenden Gestein der Fundschicht. Da sich der Fundort auf privatem Grundbesitz befindet, versuchte Herr Siber eine Grabungsgenehmigung einzuholen (Siber persönliche Mitteilung). Nach dem Erhalt einer Grabungsgenehmigung fand 1990 die zweite Ausgrabung größeren Maßstabes am Howe Quarry, diesmal unter der Leitung von H.-J. Siber, statt. Dabei wurden ebenfalls taphonomische Daten gesammelt, die hauptsächlich in Form von Fundplänen dokumentiert wurden. Dies gilt auch für die Anschlussgrabung im Jahr 1991. In dieser Saison stellte sich jedoch heraus, dass die Knochenschicht lateral in den Hügel streichend auskeilt und damit die Knochenführung aussetzte. So ging die letzte Grabung am Howe Quarry zu Ende.

### 3.5 Neuere Forschung zum Howe Quarry

Brinkmann & Siber (1992) beschreiben Details zur letzten Grabungsphase im Howe Quarry. Breithaupt (1997) gibt ebenfalls eine aktuelle, wenn auch nicht sehr detaillierte Historie des Howe Quarry's. Brown (1935), Brinkmann & Siber (1992) sowie Czerkas (1992, 1994) publizierten die einzigen Beschreibungen von fossilen Resten aus dem Howe Quarry, die sich allerdings nicht auf Knochen, sondern auf Hautrelikte bezog. Eine Beschreibung des Knochenmaterials aus dem Howe Quarry ist bis dato noch nicht geschehen, wird aber derzeit vorbereitet (Michelis et al. in Vorbereitung). Weiterhin wurden Trittsiegel von Theropoden aus den Grabungen von 1990/1991 durch Lockley et al. (1998) beschrieben.

Swierce & Johnson (1996) publizierten sedimentologische, stratigraphische und geochronologische Daten zur Morrison-Formation im Bereich des nordöstlichen Bighorn Basin's. Ein Ziel ihrer auf Magnetostratigraphie basierenden Altersbestimmung war die Datierung des Howe Quarry's. Somit konnte das Alter der Funde auf ca. 145,7 Ma abgeschätzt werden.

## 4. Material und Methoden

### 4.1 Allgemeines

Die Mittel, die zur Verfügung standen, um der taphonomischen Fragestellung nachzugehen, waren eine detaillierte Grabungskarte der Saison von 1934, die Berichte zur Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 von Brown (1935), Informationen zum Howe Quarry aus Dodson et al. (1980a, b) und Bird (1985) sowie zusätzliche taphonomische Daten und Fundpläne, die 1990/1991 vom Grabungsteam des SMA aufgenommen wurden. Der Howe Quarry-Fundplan der Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 wurde mehrfach publiziert (Brown 1935, Colbert 1968, Bird 1985, Czerkas & Czerkas 1990). Dagegen sind vom Fundplan der Grabungen von 1990/1991 bisher nur Ausschnitte publiziert worden (Brinkmann & Siber 1993, Lockley et al. 1998).

Herr Privat Dozent Dr. M. Sander überließ mir ein sedimentologisches Profil, das von ihm während der Grabung 1991 am Howe Quarry aufgenommen wurde. Um die während der Sedimentation der Morrison Formation vorherrschenden Umweltbedingungen rekonstruieren zu können wurden 1996 und 1997 sedimentologische Studien am Fundort vorgenommen. Das Studiengebiet erstreckt sich dabei über einen Großteil des Tals, in dem sich die Howe Ranch befindet, und umfasst auch ein etwa 1 km westlich dazu gelegenes Trockental.

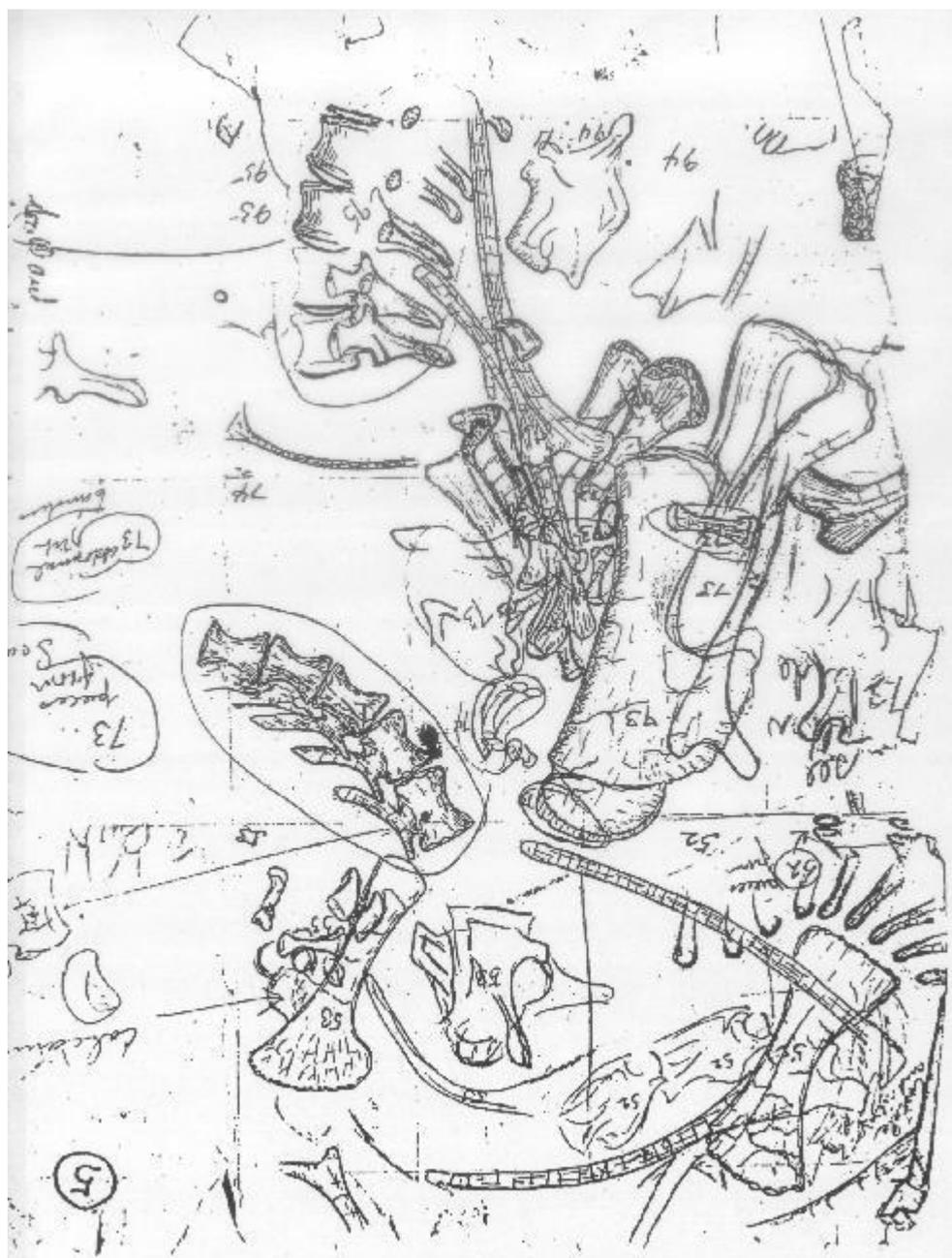
Die taphonomischen Daten der Grabungen 1990/1991 sind bis dato nicht publiziert worden, standen aber für die vorliegende Untersuchung zur Verfügung. Weiterhin ist ein großer Teil des Fundgutes dieser Grabungen präpariert und mit freundlicher Genehmigung des SMA zum Studium freigegeben worden, so dass weitere wichtige Daten gesichert werden konnten. Ebenfalls im Rahmen dieser Arbeit wurden die Reste des präparierten Fundgutes der Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 im AMNH untersucht. Außerdem lag dort noch umfangreiches, zum Teil nicht veröffentlichtes Fotomaterial dieser Expedition vor, das in Ermangelung des Originalmaterials weitere Daten lieferte. Hinzu kommt eine Liste des Howe Quarry Materials im AMNH-Archiv, die wahrscheinlich von R. T. Bird im Anschluss an die Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 verfasst wurde. Diese Liste ordnet, unter anderem, einzelne Fundstücke Grabungsfeldern zu. Sie enthält auch Hinweise über den Modus der Zuordnung der Feldnummern sowie Ausnahmen und andere Unregelmäßigkeiten von der Regel, nach der die Feldnummern vergeben wurden. Außerdem ist auf der Liste vermerkt, welche Stücke/Kisten nach der Ankunft im AMNH verloren gegangen sind. Allerdings ist diese Liste unvollständig, weil weder alle Felder noch alle Kisten in der Auflistung vertreten sind. Von den 378 Feldern, in denen der Howe Quarry untergliedert wurde, sind nur für 255 Felder Angaben zu den darin gefunden Resten enthalten. Bei der Aufzählung der insgesamt 144 Kisten (Brown 1935, Bird 1985) sind für Box Nr. 136 und 143 keine

Eintragungen vorgenommen worden. Nur das präparierte Material wurde im AMNH-Katalog verzeichnet. Der nicht präparierte Großteil des Howe Quarry Materials sollte, rein theoretisch, durch Feldnummern gekennzeichnet sein.

#### 4.2 Der Fundplan für die Saison 1934

##### 4.2.1 R. T. Bird's Originalfundplan

Da im AMNH nur ein geringer Teil des ursprünglichen Howe Quarry-Materials zur Verfügung stand und sonst nur wenige informative Grabungsaufzeichnungen vorlagen, ist der Informationsgehalt der Grabungskarten der Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 für diese Arbeit von großer Bedeutung. Deshalb bedarf es einer genauen



1 Yard

Abb. 3: Dieser Ausschnitt von Bird's Originalfundplan zeigt die Felder 52, 53, 73, 74, 94 und 95. Die Feldnummern stehen auf dem Kopf, weil die hier benutzte Orientierung – die obere Bildkante ist nach Nordwesten gerichtet – auch in allen anderen in dieser Arbeit gezeigten Fundplanausschnitten benutzt wird.

Darstellung des Status des Howe Quarry Fundplans für diese erste Grabungsphase. Der durch Brown (1935) publizierte Fundplan des Howe Quarry's basiert auf Grabungsskizzen, die durch Brown's Assistenten R. T. Bird während der Grabung 1934 erstellt wurden (Bird 1985, Abb. 3). Um den Fundplan für Brown's Publikation zu erstellen nutzte der damit beauftragte Bird seinen Feldfundplan sowie vermutlich auch photographisches Material (Brown 1935, Bird 1985, McIntosh schriftliche Mitteilung). Für die vorliegende Arbeit konnte Bird's Originalgrabungsskizze nicht herangezogen werden, da sie im AMNH, wo sie ursprünglich aufbewahrt wurde, unauffindbar ist (Norell persönliche Mitteilung, Holton persönliche Mitteilung) und daher als verschollen gelten muss. Durch Herrn Professor McIntosh ist mir eine Kopie von Bird's ursprünglichem Grabungsplan zur Verfügung gestellt worden. Anhand der Grabungsfeldnummern auf diesem Fundplan ist erkennbar, dass er nicht die gesamte Grabungsfläche aufzeigt, sondern mit 157 Feldern nur ca. 41% des Areals abdeckt. Es handelt sich vornehmlich um Aufzeichnungen aus dem peripheren Bereich des Howe Quarry's. Weiterhin sind an einigen Stellen einzelne Skelettelemente handschriftlich, benannt worden. Zum Teil vermerkte Bird auch Knochen, die unter anderen Elementen verdeckt waren. In einigen Fällen sind im Originalfundplan auch Längenmaße zu einzelnen Knochen angegeben. Die Qualität der Zeichnungen variiert. In manchen Fällen ist nur eine grobe Skizze der betroffenen Knochen angefertigt worden, in anderen wird allerdings viel Detail gezeigt.

#### 4.2.2 Die publizierte Grabungskarte für die Saison 1934

Im Anschluss an die Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 begann Bird mit der Anfertigung eines zusammenhängenden Fundplans für den Howe Quarry (Bird 1985). Diese Arbeit zog sich über mehrere Wochen hin. Als Maßstab für die Reinzeichnung wurde ein Inch (2,54 cm) je Fuß (30,48 cm) genommen (Bird 1985;



Abb. 4: Darstellung von Sauropoden-Cervicalwirbeln in Bird's Originalgrabungsplan (a, c) und in der von Brown (1935) publizierten Fundkarte (b, d). In der oberen Reihe (a, b) sind 2 isolierte Cervicalwirbel von cf. *Barosaurus* sp. aus Feld 94 dokumentiert, wobei diese Zuordnung auf der langgestreckten Wirbelform basiert (a), die jedoch nicht auf der publizierten Fundkarte (b) ersichtlich ist. In der unteren Reihe (c, d) sind die Cervicalwirbel von *Camarasaurus* sp. aus Feld 224 vertreten. Ihre diagnostische Morphologie wird sowohl im Originalfundplan (c) als auch in der publizierten Version (d) mit ausreichender Genauigkeit dargestellt, um eine taxonomische Bestimmung zu ermöglichen (Abbildungen nicht maßstabgetreu).

schriftliche Notiz im AMNH-Archiv). Mit einem Grundriss des Howe Quarry's von 18 x 21 Yards (54 x 63 Fuß) entspricht dies einer rekonstruierten Kantenlänge von ca. 137 x 160 cm für den überarbeiteten Fundplan.

Der schriftlichen Notiz im AMNH-Archiv ist zu entnehmen, dass nicht alle Knochen in diesem Maßstab abgebildet wurden. Dies betrifft jene Knochen, die nicht in der Ebene der Fundschicht lagen, sondern aus ihr hervortraten. Für solche Elemente - genannt werden Tibiae, Fibulae, Radii und Ulnae - ist eine perspektivische Darstellungsweise angewandt worden. Bird (1985: S. 71) gibt an, dass bei dieser Reinzeichnung ungefähr 3000 Knochen reproduziert wurden.

Brown benutzte diese Reinzeichnung für seine umfangreichste Publikation zum Howe Quarry (Brown 1935). Diese Karte wurde als Foto reproduziert und im Foto-Archiv des AMNH unter der Negativ-Nr. 314524 aufbewahrt. Die publizierte Grabungskarte weist zwar weitgehende Übereinstimmung mit Bird's Originalfundplan auf, aber es sind auch Abweichungen vorhanden (Abb. 4). An einigen Stellen sind Knochen im Originalgrabungsplan aufgeführt, die im publizierten Plan nicht verzeichnet sind. Auffallend ist auch die Diskrepanz zwischen den Abbildungen von diplodociden Halswirbeln in den beiden Fundplänen. Die Darstellungsweise der Cervicalwirbel im Originalfundplan ist offenbar genauer, während die im publizierten Plan gezeichneten Halswirbel zu gedrungen erscheinen.

#### 4.3 Der Fundplan der SMA-Grabungen 1990-1991

Bei den Anschlussgrabungen 1990/1991 wurde grundsätzlich jedem Element eine Feldnummer zugeordnet. Dabei richtet sich dieses Nummerierungssystem nach den Halbquadranten, in denen die Grabungsfläche unterteilt wurde, und nach der Anzahl der Knochen die in einem Halbquadranten vorkamen (z.B. ist D 15-3 das dritte Element, das aus dem Feld D 15 stammt). Die Untergliederung der Grabungsfläche in Halbquadranten von 50 x 100 cm Kantenlänge wurde vorgenommen, um während der Ausgrabung die freigelegten Elemente in sogenannte „Quadrantraportblätter“ einzeichnen zu können. Die Quadrantraportblätter sind vorbereitete, im Maßstab verkleinerte Abbildungen von leeren Halbquadranten, in denen außer den eingezeichneten Fossilien auch andere Daten aufgenommen werden können (z.B. Grabungsfeld-Koordinaten, Identifizierung der Funde etc.). Der Fundplan der Grabungen von 1990/1991 basiert auf diesen Daten.

Die Darstellung des Fundmaterials auf dem SMA-Fundplan ist in erster Linie ausreichend genau, um eine anatomische Zuordnung vornehmen zu können. Zumindest Axialskelett-Elemente sind darüber hinaus auch auf Gattungsebene identifizierbar. An verschiedenen Stellen sind allerdings auch Elemente verzeichnet, die nicht anatomisch bestimmt werden können. Dies kann einerseits an einer ungenügenden Freilegung während der Ausgrabung liegen, andererseits ist es aber auch möglich, dass es sich um primär nicht identifizierbares Material handelt (z.B. Knochenfragmente). Außerdem wurden nicht nur Knochen und Zähne, sondern auch Trittsiegel und Hautfossilien auf dem Fundplan eingetragen.

#### 4.4 Feld- und Katalognummern des Howe Quarry-Materials im SMA

Im SMA ist das Howe Quarry Material mit seinen Feldnummern katalogisiert worden. Dieses Verfahren erleichtert bei der Bearbeitung des Materials die Identifizierung der Elemente auf dem Grabungsplan. Allerdings fehlen für einige Elemente die exakten Feldnummern. Außerdem wurden in einigen Fällen Fragmenten von einzelnen Knochen eigene Feldnummern vergeben. Hinzu kommen die Feldnummern, die an isolierte Zähne, Hautreste, Pflanzenfossilien und Gastrolithe vergeben wurden.

#### 4.5 Das Howe Quarry-Material

##### 4.5.1 Quantität des Howe Quarry-Materials

Zur Quantität des Howe Quarry Materials gibt es in bezug auf die Sinclair Dinosaur Expedition widersprüchliche Literaturangaben. Während Brown (1935) von ca. 4000 geborgenen Knochen berichtet, gibt Bird (1985: S. 71) an nur ca. 3000 Exemplare auf dem Fundplan eingetragen zu haben. Auf diesem von Brown (1935) erstmals publizierten Fundplan konnten bei einer Zählung lediglich ca. 2200 Knochen festgestellt werden. Somit besteht eine Diskrepanz von bis zu 1800 Knochen. Es ist unwahrscheinlich, dass die Mehrheit der fehlenden Knochen tatsächlich existierte, zumal Bird (1985) und die schriftliche Notiz im Archiv des AMNH nur von einigen wenigen Knochen berichten, die von der Eintragung im Fundplan ausgeschlossen wurden.

##### 4.5.2 Aufbewahrung, Präparation und Bearbeitung des Howe Quarry-Materials

Nur ein Bruchteil der insgesamt über 2000 ausgegrabenen Knochen war verfügbar. Dies lag zum einen an der Zerstörung eines Teils des Howe Quarry Materials durch ein Feuer im Lager des AMNH. Das nicht zerstörte Material ist zudem noch kaum präpariert und das wenige präparierte wurde bis dato nicht beschrieben. Zum anderen lieferten die Anschlussgrabungen 1990/91 nur noch ungefähr 600, meist undiagnostische Knochen und ca. 50 Zähne, die im SMA aufbewahrt werden. Auch in dieser Sammlung ist nicht das gesamte Howe Quarry

Material präpariert worden. Obwohl inzwischen mehr als die Hälfte des SMA-Materials zugänglich ist, erfolgte bisher nur eine Bearbeitung des fossilen Hautmaterials und der Ichnofossilien (Brinkmann & Siber 1992, Czerkas 1992, 1994, Lockley et al. 1998).

Während die vollständige Präparation des Howe Quarry Materials im SMA in Zukunft abgeschlossen wird (Siber persönliche Mitteilung), ist dies im Fall des AMNH-Materials eher unwahrscheinlich. Das noch vorhandene, unpräparierte Howe Quarry Material im AMNH lagert noch in den selben Kisten, in denen es 1934 aus dem Howe Quarry abtransportiert wurde (Norell persönliche Mitteilung). Diese Kisten sollen im AMNH-Lager aufeinandergestapelt worden sein, wobei mit der Zeit die Kistennummern unkenntlich geworden und die Kistenböden eingebrochen sind (Norell persönliche Mitteilung). Dadurch ist sehr wahrscheinlich ein weiterer Teil des Howe Quarry Materials verloren gegangen. Außerdem erwähnt Bird (1985, S. 73) die Zerstörung eines Sauropodenbeckens während der Präparation sowie teilweise schwere Beschädigungen während der Grabung, die zum Teil von Besuchern verursacht wurden (Bird 1985, S. 56). Ein weiterer Teil des Howe Quarry Materials (ca. 20 Kisten) soll nach der Grabung 1934 in Wyoming verblieben und in der Nachbarschaft der Howe Ranch aufbewahrt worden sein (Siber persönliche Mitteilung). Eine Abholung dieser Kisten ist in den darauffolgenden Jahren offenbar nicht erfolgt, so dass sie schließlich entsorgt wurden und somit verloren gingen.

#### 4.6 Methoden

##### 4.6.1 Taphonomische Analyse der Grabungsunterlagen

Da das vorliegende Projekt durch eine vielgliedrige Fragestellung definiert wird, musste ein breites Spektrum an Untersuchungsmethoden eingesetzt werden um die erwünschten Antworten zu erhalten. Zum einen wurden die Fundpläne der Grabungen von 1934 und 1990/1991 ausgewertet. Soweit dies aus den Fundplänen zu erarbeiten war, wurden die Skelettelemente sowie die Taxa auf Gattungsebene identifiziert, statistisch erfasst (Tab. 1) und ihre räumliche Lage vermerkt sowie teilweise auch vermessen. Sofern möglich wurden Skelettelemente einzelnen Teilskeletten zugeordnet. Die identifizierbaren Teilskelette erhalten eine Bezeichnung, die sich aus einem Kürzel für das Taxon (A für *Apatosaurus*, B für *Barosaurus* und C für *Camarasaurus*), einem für das Individualalter (a für adult, j für juvenil) und einer laufenden Nummer zusammensetzt. In Tab. 2 werden die für die jeweiligen Teilskelette identifizierten Skelettelemente aufgeführt. Unter Beachtung der daraus resultierenden Fundzusammenhänge wurde eine Mindestindividuenzahl bestimmt (Curtice & Wilhite 1996; Tab. 1). Zum Vergleich wurde eine konventionelle Mindestindividuenzahl (minimum number of individuals: MNI; s. a. Voorhies 1969, Shipman 1981, Behrensmeyer 1991) für den Howe Quarry ermittelt sowie die Verteilung der einzelnen Skelettelemente bei den vertretenen Taxa vorgenommen (Tab. 1).

Anhand der Messdaten ausgesuchter Skelettelemente konnte ein demographisches Bild der vorliegenden Dinosaurierpopulation ermittelt werden. Aus der Verteilung der Knochengrößenklassen und der räumlichen Anordnung der Skelettelemente sind Angaben zum postmortalen Transport gewonnen worden. Außerdem wurde versucht Knochenmodifikationen sowie Ichnofossilien auf den Fundplänen zu erkennen.

Dieser Datensatz wurde durch Beobachtungen am bisher präparierten Material im AMNH und SMA überprüft und gegebenenfalls ergänzt. Schriftliche Aufzeichnungen in den Sammlungen wurden ebenfalls ausgewertet. Außerdem wurde umfangreiches Fotomaterial der Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 im AMNH gesichtet. Auch das SMA-Fotomaterial wurde analysiert um zusätzliche taphonomische Daten zu den Grabungen von 1990/1991 zu erhalten.

##### 4.6.2 Analyse der Theropodenzähne

Zum Studium der Größenklassenverteilung der Theropodenzähne im Howe Quarry wurden die Zähne des linken Ober- und Unterkiefers aus Abbildungen von *Ornitholestes hermanni* und *Allosaurus fragilis* vermessen. Die Bedeutung von Messfehlern ist für diese Untersuchung unerheblich, weil eine Approximation der Zahngrößen zur Festlegung der Größenklassen vollkommen ausreicht.

##### 4.6.3 Sedimentologische Analyse der Morrison-Formation im Studiengebiet

Ein weiterer Datensatz wurde am Fundort durch sedimentologische Untersuchungen erarbeitet. Es handelt sich dabei hauptsächlich um Profilaufnahmen, die sowohl durch die gesamte Morrison-Formation als auch an ausgesuchten Aufschlüssen im Bereich des Howe Quarry's aufgenommen wurden. Fotomaterial der Grabungen von 1934 sowie von 1990/1991 wurde ebenfalls benutzt. Hinzu kommen Aufnahmen, die während eines Grabungspraktikums 1994 sowie der Geländebegehungen 1996 und 1997 am Howe Quarry und an weiteren Fundorten gemacht wurden. Weiterhin wurde die laterale Erstreckung der im Studiengebiet beobachteten Fazies untersucht.

Skelettelement	Anzahl der Elemente	MNI	Anzahl isolierter Elemente	MNI-Berechnung der isolierten Elemente	Anzahl der Skelettelemente von <i>Apatosaurus</i>	Anzahl der Skelettelemente von <i>Camarasaurus</i>	Anzahl der Skelettelemente von <i>Barosaurus</i> (adult)	Anzahl der Skelettelemente von <i>Barosaurus</i> (juvenil)
Crania	10	10	7	7	0	0	0	3
Cervicalia	289	19-23	202	13-16	0	10	18	59
Dorsalia	98	9-11	0	0	12	17	39	30
Sacralia	45	9	0	0	10	0	35	0
Caudalia	570	8-11	341	5-7	71	37	82	39
Scapulae	41	21	27	14	1	3	5	5
Coracoidae	35	18	24	12	1	3	6	1
Claviculae	18	9	16	8	0	0	2	0
Sternalia	37	19	24	12	1	4	3	5
Humeri	30	15	18	9	1	3	2	6
Radii	12	6	1	1	0	2	6	3
Ulnae	11	6	0	0	0	2	6	3
Ilia	11	6	1	1	2	0	7	1
Ischia	28	14	3	2	3	4	15	3
Pubes	15	8	0	0	0	2	7	6
Femora	15	8	2	1	3	0	4	6
Tibiae	17	9	0	0	4	2	6	5
Fibulae	14	7	0	0	4	1	4	5
Epipodia indet.	78	10	69	9	3	0	0	6

Tab. 1: Aufzählung der identifizierten Skelettelemente und konventionelle MNI-Berechnung des Howe Quarry-Materials. Da kleindimensionierte Skelettelemente, wie z.B. Metapodia, Phalangen, etc., auf den Fundplänen der Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 kaum erkennbar sind, wurden sie von der Zählung ausgeschlossen. Die für die identifizierten Taxa angegebenen Summen stammen von den jeweiligen Teilskeletten. Dies gilt auch für die unterschiedenen ontogenetischen Klassen. Da die Wirbelzahl in den verschiedenen Wirbelsäulenabschnitten bei den vertretenen Taxa variiert werden Spannen für die jeweiligen MNI angegeben. Die MNI für die Epipodia indet basieren auf der Annahme, dass 4 Paare ein Individuum repräsentieren.

	A-a1	A-a2	A-a3	B-a1	B-a2	B-a3	B-a4	B-a5	B-a6	B-a7	B-a8	B-a9	B-a10	B-a11	B-j1	B-j2	B-j3	B-j4	B-j5	B-j6	B-j7	B-j8	C-a1	C-a2	C-a3
Cranium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Cervicalia	0	0	0	0	0	0	0	8	6	0	0	0	0	4	12	8	5	6	7	0	7	1	0	0	10
Dorsalia	5	6	1	0	0	4	7	1	9	6	2	6	0	4	0	3	5	0	0	5	0	8	3	11	3
Sacralia	5	5	0	5	5	5	5	0	5	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Caudalia	80	7	7	19	13	13	27	3	0	0	0	2	0	5	0	0	0	0	14	34	0	0	0	15	22
Scapulae	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	0	2	2	0	1	0	0	0	0	2	1
Coracoidea	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1
Claviculae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sternalia	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	2	0	2	2
Humeri	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	0	2	0	2	1
Radia	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1
Ulnae	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1
Ilia	1	1	0	2	2	1	0	0	2	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ischia	1	2	0	1	1	2	1	0	2	1	2	2	2	2	0	0	1	0	0	2	0	0	0	2	2
Pubes	0	0	0	0	2	2	0	0	2	1	2	0	0	0	0	2	2	0	0	2	0	0	0	1	1
Femora	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	2	1	0	0	0	0
Tibiae	2	2	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	2	1	0	0	0	1	1
Fibulae	2	2	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	2	1	0	0	0	1	0
Epipodia indet.	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0

Tab. 2: Anzahl der Skelettelemente pro Teilskelett. Unabhängig von der taxonomischen oder ontogenetischen Zugehörigkeit der Teilskelette lässt sich feststellen, dass Sacra, Pelvicalemente und Femora unterrepräsentiert sind. Im Gegensatz dazu sind Cervical- und Caudalwirbel im Howe Quarry sehr häufig, aber nur selten ist eine Assoziation mit den Teilskelette nachvollziehbar.

## 5. Taphonomie

### 5.1 Fundstellengröße

Der Howe Quarry erstreckt sich über eine Fläche von ca. 300 m<sup>2</sup>. Die ursprüngliche Ausbreitung der Fundschicht kann nicht mehr genau rekonstruiert werden. Die relativ geringe Funddichte am Verwitterungsrand der Fundschicht lässt jedoch vermuten, dass nur wenige Dinosaurierreste durch rezente Verwitterung und Erosion zerstört wurden. Aus den ca. 2400 geborgenen Skelettelementen lässt sich eine mittlere Funddichte von 8 Elementen pro m<sup>2</sup> ableiten. Die Fundpläne zeigen allerdings örtlich stärkere Variationen in der Funddichte.

### 5.2 Sedimentologie der Morrison Formation im Studiengebiet

Im Bereich der Howe Ranch lagern die Sedimente der Morrison Formation auf einer gut verfestigten, rostbraunen, ca. 1,5 m mächtigen Coquina-Lage der Sundance Formation (Abb. 5). Die Sedimentation der Morrison Formation setzt mit einem ca. 3 m mächtigen, aufgearbeiteten, kaum verfestigten, quarzreichen Glaukonit sand ein. Im oberen Drittel nimmt der Glaukonitanteil ab und dafür nimmt der Anteil an tonigen Komponenten zu. Darauf lagert ein ca. 6 m mächtiges, hellgelbes Sandsteinpaket, das ca. 30 cm oberhalb seiner erosiven Basis eine grünliche, flaserige Schichtung aufweist und graduell zum Hangenden hin sandreicher wird. Das untere Drittel dieses Sandsteinpaketes ist horizontal planar geschichtet, aber auch erosive Kontakte und aufgearbeitete, zu olivgrünem Siltstein verfestigte Gerölle von bis 5 cm Durchmesser sind vielfach zu beobachten. Zum Hangenden hin nimmt die Korngröße sowie die Häufigkeit der Gerölle ab. Nach einem abrupten Sedimentationswechsel tritt im oberen Abschnitt dieses Sandsteinpaketes planare, nicht erosive Schrägschichtung auf. Die einzelnen Schichten werden 10 bis 80 cm mächtig. Die meisten sind aber eher 30 cm mächtig und zeigen ein generelles, mäßig steiles Einfallen nach Nordwesten. Vereinzelt kommen bis zu 6 cm große, rostbraune, limonitische Eisenkonkretionen im schrägschichteten Sandstein vor. Die Konkretionen sind nicht parallel zum Einfallen der Schrägschichtung orientiert.

Es folgt ein ca. 29 m mächtiger Wechsel von rötlichgelben und olivgrünen, mergeligen, feinkörnigen, quarzreichen Sand- und Siltsteinen, die meist ungeschichtet sind oder als geringmächtige Bänke auftreten und teilweise kleindimensionale, asymmetrische Rippeln führen. Vereinzelt sind lateral eng begrenzte Sandsteinlinsen in die Wechselfolge eingeschaltet. Diese Linsen sind häufig weniger als 40 cm mächtig und durch eine erosive Basis charakterisiert. In einigen der tonreichen, ungeschichteten, rötlichen bis violetten Siltsteinen ist Schichtung nur anhand von in Horizonten angereicherten Caliche-Knöllchen erkennbar. Die

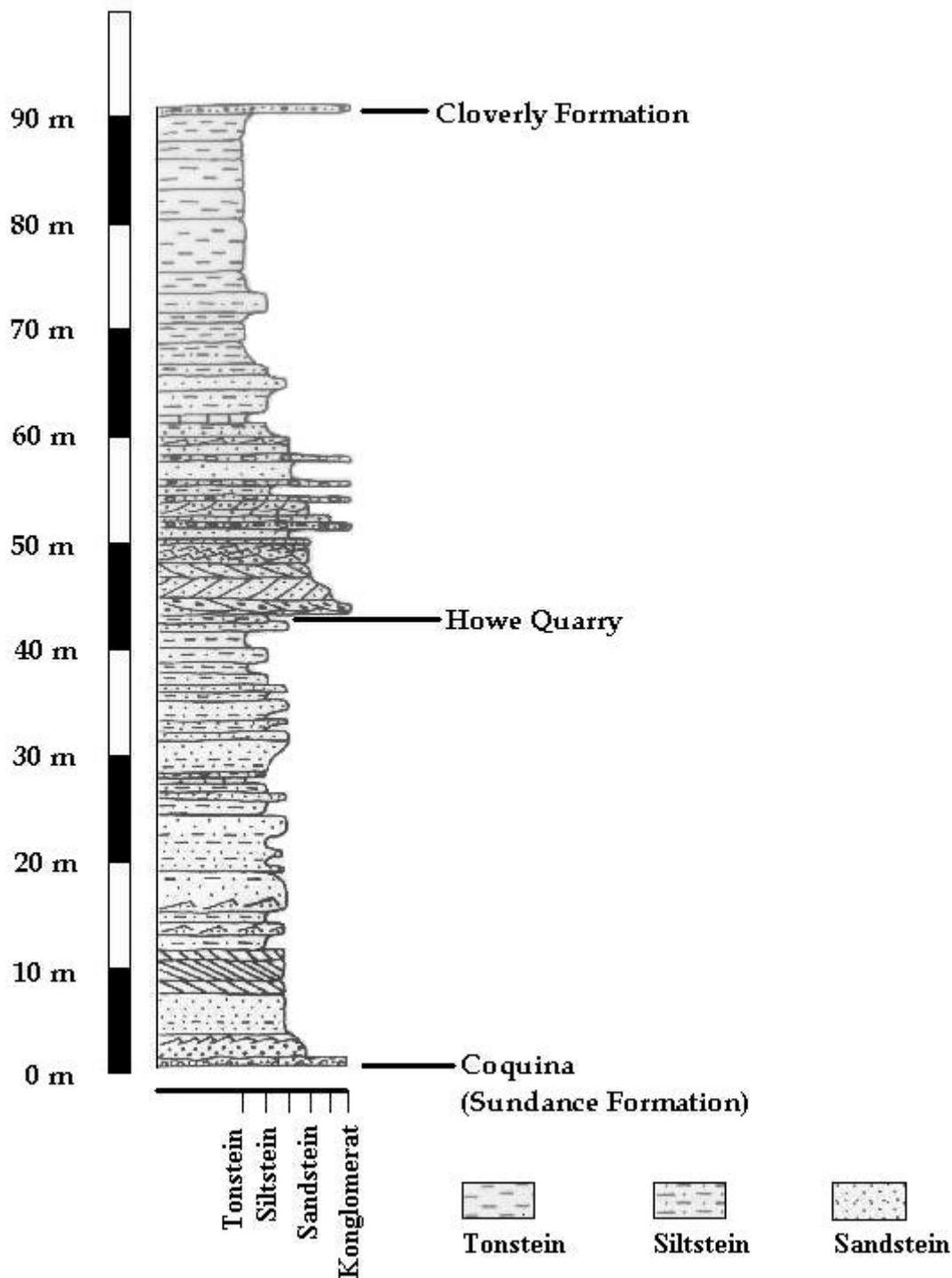


Abb. 5: Dieses Profil zeigt die Sedimentfolge der Morrison Formation im Bereich der Howe Ranch. Der Howe Quarry befindet sich demnach ungefähr in der Mitte des Morrison-Profiles.

Caliche-Knöllchen sind in etwa 5 bis 30 mm breit und weiß bis gelbbraun gefärbt. An einigen wenigen Stellen sind bis zu 10 cm mächtige, braune, mikritische Kalkbänke in die Wechselfolge eingeschaltet. Diese Bänke haben eine auf einige wenige Meter beschränkte laterale Erstreckung. Die mergelige Wechselfolge stellt eine Kornverfeinerungssequenz dar, weil im Hangenden ein höherer Anteil tonreicher Sedimente akkumulierte. Dabei treten vereinzelt stark bröselig verwitternde, rötlich-violett gefärbte, ca. 1 m mächtige, lateral auskeilende Tonsteine auf, die pedotubulitische Calcrete enthalten. Auf Grund der bröseligen Verwitterung kann angenommen werden, dass diese Tonsteine einen hohen Anteil smectitischer Tone enthalten, wie sie auch in vielen anderen Regionen der Morrison Formation beobachtet wurden (Parrish et al. 2004). Die Sand- und

Siltstein-Wechselfolge findet ihren Abschluss mit den olivgrünen, inhomogenen, mergelig-sandigen Siltsteinen, welche die Howe Quarry-Fundschicht bilden. Bis auf vereinzelte Knochenfunde und ein Teilskelett eines diplodociden Sauropoden, der im unteren Drittel der Wechselfolge gefunden wurde, ist diese feinklastische Abfolge im Liegenden des Howe Quarry's fossilfrei.

Die Howe Quarry-Fundschicht ist ein massiver, olivgrüner, inhomogener, quarzreicher, mergeliger Siltstein (Abb. 6). Sie führt außer Dinosaurierknochen auch vitrinitische Pflanzenhäcksel und vereinzelt fossile Holzkohlestückchen sowie kleine Caliche-Knöllchen. Ganz selten sind auch Chert-Gerölle von ca. 5 cm Durchmesser im Sediment enthalten. Im Randbereich der Fundschicht sind gelbe, feinkörnige Sand- und Siltsteinlaminae in Wechselschichtung dokumentiert. Manche dieser Laminae sind abgebrochen und schwimmen verkippt in der Siltsteinmatrix. Im Randbereich ist die Fundschicht maximal 20 cm mächtig. Für das Zentrum des Fundkomplexes gibt Brown (1935) eine Mächtigkeit von ca. 60 bis 90 cm an. Nach Aussagen der Teilnehmer der letzten Howe Quarry Grabung keilt die Fundschicht lateral aus (Pabst persönliche Mitteilung). Entsprechende Messungen, die im Verlauf der letzten Grabungsphase aufgenommen wurden, bestätigen diese Angaben (SMA schriftliche Notiz). Während der Bildung des Knochenfeldes war das Sediment noch recht feucht, was zum Beispiel an dem plastisch geformten Abdruck einer Zehe eines Theropoden erkennbar ist, der später durch hellgelben, quarzreichen Feinsand verfüllt wurde und somit als Steinkern erhalten blieb (SMA ohne Nummer; Lockley et al. 1998, Ayer 1999).

Die Howe Quarry-Fundschicht wird durch eine ca. 2 m mächtige Schüttung grobklastischer Sedimente bedeckt, die eine erosive Basis zur Fundschicht zeigen. Es handelt sich dabei um 10 bis 40 cm mächtige, hellgelbe bis braune, quarzreiche, mergelige, mittelkörnige Sandsteine, die durch vitrinitische Pflanzenhäcksel, einzelne, als Fusit erhaltene fossile Holzkohlestücke, seltene Bruchstücke von Dinosaurierknochen sowie Siltsteinklasten und Caliche-Knöllchen einen relativ hohen Anteil konglomeratischer Komponenten führen. Dabei ist deutlich erkennbar, dass diese Gerölle aufgearbeitete Sedimente aus der Morrison Formation repräsentieren. Die konglomeratischen Sandsteine besitzen oft eine erosive Basis. Planare und rinnenförmige Schrägschichtung ist weit verbreitet. Die sich überkreuzende Schrägschichtung weist in vielen Fällen ein nach Norden gerichtetes Einfallen auf.

Diese konglomeratischen Sandsteine werden im Hangenden durch helle, gelbe bis graue, fein- bis mittelkörnige, quarzreiche, mergelige Sandsteine abgelöst. Sie weisen sowohl planare als auch rinnenförmige Schrägschichtung auf und werden bis zu ca. 1,5 m mächtig. Bei den Schrägschichtungskörpern überwiegen nach Norden bis Nordosten orientierte Einfallsrichtungen. In der Regel sind die Kontakte zum Liegenden erosiv. Dabei ist häufig ein Basiskonglomerat entwickelt, dessen Gerölle aus aufgearbeiteten, olivgrünen Siltsteinklasten, hellen Siderit- und Caliche-Knöllchen, vitrinitischen Pflanzenresten und vereinzelt Knochenbruchstücken besteht. Im Hangenden der ca. 8 m mächtigen sandigen Abfolge nimmt sowohl die Häufigkeit der Konglomerate als auch die Korngröße ab. Zum Teil können auch lateral begrenzte, olivgrüne, mergelige Siltsteine von bis zu 0,7 m Mächtigkeit in dieser Sandsteinfoolge eingeschaltet sein. Weiterhin nimmt die Häufigkeit der schrägschichteten Sandsteine im Hangenden ab. Dafür treten im Hangenden mit zunehmender Häufigkeit kleindimensionale Rippeln auf. Außerdem nimmt die Schichtmächtigkeit im oberen Drittel der sandigen Wechselfolge ab.

Diese Sandsteinfoolge wird im Bereich des Howe Quarry's durch eine Zweite abgelöst, die durch grobkörnige, zum Teil schrägschichtete, konglomeratische Sandsteinbänke von 10 bis 40 cm Mächtigkeit eingeleitet wird. Darauf folgen hellgelbe, zum Teil auch rostrote in Rinnen schrägschichtete Sandsteinbänke, die in der Regel ca. 0,5 m mächtig sind. An verschiedenen Stellen im Bereich des Studiengebietes sind an der Basis dieser Sandsteine lagenweise Pflanzenhäcksel vorhanden, die somit ein Basiskonglomerat darstellen. Außerdem sind an mehreren Orten Dinosaurierknochen und sogar größere Ansammlungen von Teilskeletten festgestellt worden (Michelis in Vorbereitung). In Horizonten aufgereiht, runde bis länglich ovale, teilweise abgeflachte, limonitische Konkretionen von zum Teil mehr als 10 cm Durchmesser durchschlagen an verschiedenen Stellen die Schrägschichtung. Im Hangenden werden schrägschichtete Sandsteine seltener. Dafür treten planar geschichtete Sandsteinbänke von 20 bis 60 cm Mächtigkeit sowie kleindimensionale Rippeln und Sandsteinlaminae mit zunehmender Häufigkeit auf. Die Korngröße nimmt dabei ebenfalls ab.

Dieser Wechsel bildet den Übergang zu einer ca. 35 m mächtigen abschließenden Folge von feinkörnigen, mergeligen, quarzreichen Sand- und Siltsteinen. Im unteren Drittel dieser Wechselfolge sind an einigen wenigen Stellen lateral begrenzte, braune, mikritische Kalksteinbänke von maximal 10 cm Mächtigkeit eingeschaltet. Die Sandsteine haben eher graue als gelbe Farbschattierungen, während die Siltsteine nicht mehr so häufig olivgrüne, dafür eher graue und vor allem rötlich bis violette Farben zeigen. Ein weiterer markanter Unterschied zu den Siltsteinen in der unteren Hälfte der Morrison Formation ist dabei der zum Hangenden zunehmende Tonanteil, der dazu führt, dass im Bereich der Howe Ranch in den obersten 20 m des Morrison Profils homogene, ungeschichtete, smectitische Tonsteine von ca. 0,4 bis 3 m Mächtigkeit vorherrschen. Dagegen erreichen die Silt- und Sandsteine aus dem unteren Drittel dieser Wechselfolge nur eine durchschnittliche Mächtigkeit von ca. 0,5 m. In dieser abschließenden feinklastischen Wechselfolge sind weiterhin keinerlei Fossilien dokumentiert.

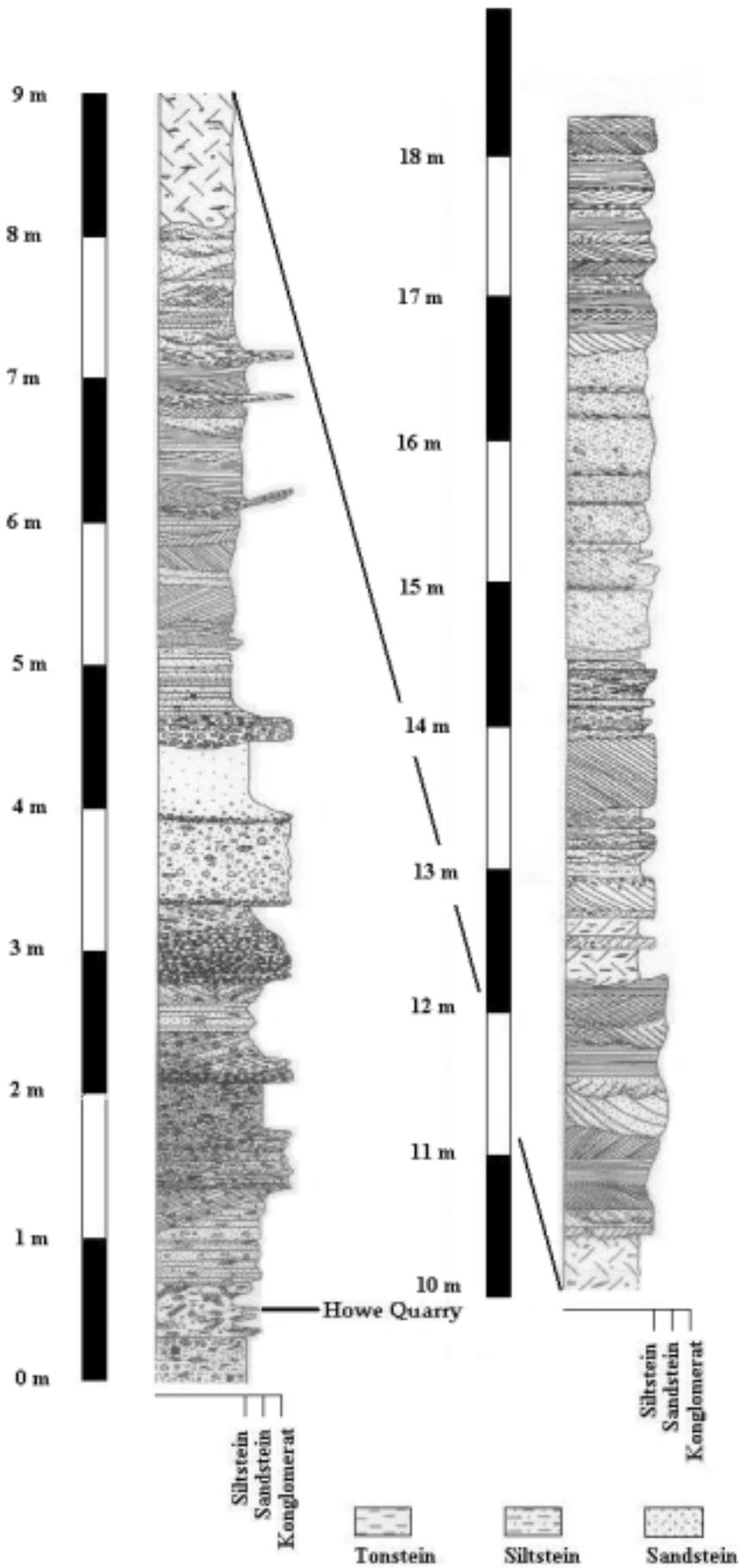


Abb. 6 (vorhergehende Seite): Dieses Profil wurde am Südwestrand des Howe Quarry's aufgenommen. Mit Howe Quarry ist die Lage der Fundschicht im Profil verzeichnet. Die sandigen bis konglomeratischen Sedimente im Hangenden der Fundschicht stellen fluviatile Schüttungen dar.

Im Studiengebiet wird die Morrison Formation durch die ebenfalls kontinentalen Sedimente der unterkretazischen Cloverly Formation bedeckt. Zur Unterscheidung der sich stark ähnelnden Sedimente der Morrison und Cloverly Formation wird das Auftreten von Eisenkonkretionen an der Basis der Cloverly Formation herangezogen (Noggle-Perrin 1989). Diese Konkretionen sind in einem grauen, ca. 0,5 m mächtigen, konglomeratischen Sandstein enthalten. Möglicherweise handelt es sich dabei um ein laterales Äquivalent des weiter nördlich entwickelten Pryor Konglomerats, welches ebenfalls zur Grenzziehung zwischen der Morrison und der Cloverly Formation benutzt wird (Moberly 1960, Swierce & Johnson 1996).

### 5.3 Faziesanalyse der Morrison Formation im Bereich des Studiengebietes

Die im Studiengebiet vorliegenden feinkörnigen Sand-, Silt- und Tonsteine werden als Sedimente einer Floodplain-Fazies interpretiert. Dafür sprechen die große laterale Verbreitung, die meist geringe Schichtmächtigkeit sowie das vereinzelte Vorkommen kleindimensionaler Rippeln, die auf Bildung bei relativ geringer Strömungsenergie hinweisen. Auch die feinkörnige Natur der Sedimente spricht für eine solche Deutung. Die vereinzelt vorkommenden Karbonatbänke sind dabei durch Austrocknung von Tümpeln entstanden. Bei den ungeschichteten Silt- und Tonsteinen kann eine Überprägung des Sediments durch Bioturbation angenommen werden. Allerdings sind keine Wurzelböden im Studiengebiet beobachtet worden. Die Anreicherung von Caliche-Knöllchen in Horizonten innerhalb von massiven Silt- und Tonsteinen weist auf pedogene Bildungen hin. Daher werden diese Sedimente als Paläoböden angesprochen. Dies gilt auch für die pedotubulitischen Calcrete-Bildungen. Die smectitischen Tonsteine werden als Verwitterungsprodukte glasreicher, saurer, vulkanischer Aschen gedeutet (Peterson 1988, Swierce & Johnson 1996, Turner & Peterson 1999) und sind somit ebenfalls Bestandteil der Floodplain-Fazies.

Schichtungsparelle Farbwechsel von grau-olivgrün zu gelblich, meist aber rötlichen bis violetten Farben weist auf wechselhafte Eh/pH-Potentiale im Sediment hin. Dabei waren die tendenziell grünen und grauen Sedimente eher reduzierenden Bedingungen unterworfen. Es wird daher angenommen, dass sie im Kontakt mit dem Grundwasser standen. Im Gegensatz dazu zeigen braune und rötlich bis violette Färbungen oxidierende Bedingungen an, wie sie wohl in Bereichen oberhalb des Grundwasserspiegels vorherrschten.

Im Studiengebiet ist ungefähr in der Mitte des Morrison Profils ein Sandsteinpaket eingeschaltet, dessen fein- bis grobkörnigen Rinnensandsteine fluviatiler Genese sind. Dieses Sandsteinpaket repräsentiert daher ein Flusssystem, das bei Hochwasser feinklastische Sedimente im Floodplain-Bereich abgelagerte. Das Flusssystem besitzt eine geschätzte Breite von ca. 100 m und lässt sich über eine Entfernung von mindestens 5 km verfolgen. Die generelle Strömungsrichtung war nach Nordnordost orientiert. Die fluviatilen Sedimente wurden überwiegend in Rinnen abgelagert, die durch Sandbarren verzweigt wurden. Die Rinnentiefe betrug meist nicht mehr als 1 bis 1,5 m. Kleinere Rinnen sind in Ufernähe häufiger. In diesem ufernahen Randbereich sind ca. 1,5 m mächtige horizontal geschichtete Sandsteinbänke entwickelt. Diese gehen im Hangenden graduell in Sandsteinlaminae über. Die laterale Erstreckung dieser Sandsteinlaminae kann mehr als 10 m betragen. Die fluviatile Fazies ist mit einer erosiven Basis in den Sedimenten der Floodplain-Fazies eingeschnitten und lateral auskeilend mit ihr verzahnt. Die limonitischen Konkretionen sind typisch für Fe-Fällungen im Bereich eines schwankenden Grundwasserspiegels.

Aufgrund der charakteristischen Rinnen und Barren sowie dem geringen Verhältnis zwischen der Gesamtmächtigkeit der fluviatilen Sedimente und der Flussbreite lässt sich das Flusssystem als braided river interpretieren. Die vergleichsweise mächtigen siltigen und tonigen Ablagerungen der Floodplain-Fazies und die relativ geringe Breite des Flusssystems deuten auf ein relativ enges Flussbett geringer Sinuosität hin. Es kann angenommen werden, dass das Gewässer außer den Feinsanden auch einen erheblichen Anteil an Schwebfracht transportierte. Dies gilt zumindest für Zeiten, in denen der Fluss Hochwasser führte.

Bei Hochwasser sind vom Ufer, aber auch von der Talauflage Schlammklumpen sowie pflanzliche und tierische Reste in die Flussrinnen eingetragen worden. Andererseits wurden bei Überflutung der Talauflage Feinsand und Ton in wechselnden Verhältnissen abgelagert. Der Übergangsbereich zwischen fluviatiler und Floodplain-Fazies entlang des postulierten Flussufers kann zum Teil anhand von Dammbuch-Ablagerungen rekonstruiert werden. Diese Dammbuch-Ablagerungen bestehen aus siltig-mergeligen, graugrünen, quarzreichen Feinsanden. Sie werden durch Schrägschichtung und kleindimensionale Rinnen gekennzeichnet, die im Hangenden Rippeln führen und schließlich in laminierte Bänder übergehen. Der Wechsel in der Schichtung spiegelt dabei das abnehmende Energieniveau der Wasserströmung wider. Die vereinzelt auftretenden Sandsteinlinsen liegen häufig in der Nähe des postulierten Flussufers und sind vermutlich während solcher Überflutungen entstanden. Dabei hat das Hochwasser das Flussbett verlassen und sich in Form schmaler Rinnen in die ufernahen Schlammablagerungen eingeschnitten, in denen daraufhin Feinsande akkumulierten.

Die Howe Quarry-Fundschicht befindet sich direkt im Liegenden der fluviatilen Einschaltung. Das feinkörnige Sediment der Fundschicht deutet auf Ablagerung bei geringer Strömungsenergie hin. Die Geometrie

der Fundschicht, ihre enge räumliche Begrenzung und ihr laterales Auskeilen weisen auf eine flache Senke als Sedimentationsraum hin. Die inhomogene Verteilung der klastischen Komponenten, die geringe Mächtigkeit der Schicht sowie ihre Position im Liegenden einer fluviatilen Einschaltung legen den Schluss nahe, dass es sich bei dieser Senke um ein Wasser- oder Schlammloch im ufernahen Bereich des Flusses handelt. Das Sediment der Fundschicht repräsentiert demnach Schlammablagerungen einer flachen Senke, die gelegentlich mit feinem Sediment gefüllt wurde. Das Energieniveau der Wasserströmung war zeitweise so gering, dass feinkörnige Sandbänder mit Silt alternieren konnten. Die inhomogene Struktur des Sediments wird durch wechselnden Eintrag unterschiedlicher Sedimente erklärt. Diese Sedimente wurden anschließend durch Dinosaurier bioturbiert, was deutlich an den abgebrochenen und gekippten Sandsteinlaminae zu erkennen ist. Dabei resultiert die inhomogene Sedimentstruktur aus einer unvollständigen Durchwühlung des Sediments durch die Dinosaurier.



Abb. 7: Während der Howe Quarry-Grabung des AMNH wurden auch Hautreste geborgen. Die offenbar am besten erhaltenen Belegstücke konnten jedoch nicht in der Sammlung des AMNH lokalisiert werden (oben). Dieses Foto, das bereits durch Brown (1935) publiziert wurde, dokumentiert die kohlige Weichteilerhaltung sowie die deutlich strukturierte Hautoberfläche (AMNH Foto-Archiv).

#### 5.4 Paläontologie

Zum Fossilmaterial des Howe Quarry zählen Sauropoden-Skelettelemente aus allen Bereichen ihrer Anatomie (Tab. 1) sowie kohlige Hautreste, die in Abdruckhohlformen erhalten blieben (z.B. SMA D 28-4, Abb. 7). Hinzu kommen Gastrolithe und fossiler Mageninhalt (z.B. SMA D 18-15), die zum Teil in Assoziation mit anderen Sauropodenresten gefunden wurden. Die Erhaltung von Weichteilen und von fossilem Mageninhalt wird als Hinweis für eine zu mindest teilweise Mumifizierung der Sauropoden gewertet. Skelettelemente von Theropoden ist auf 2 isolierte Caudalwirbel (SMA L 27-1 und P 26-10) beschränkt. Weiterhin sind 64 isolierte Theropodenzähne und 3 Fußabdrücke dokumentiert (Lockley et al. 1998). Brown (1935) erwähnt Funde des ornithopoden Dinosauriers *Camptosaurus*. Bis auf zwei mögliche Ausnahmen konnte aber keine Reste auf Ornithopoden zurückgeführt werden.

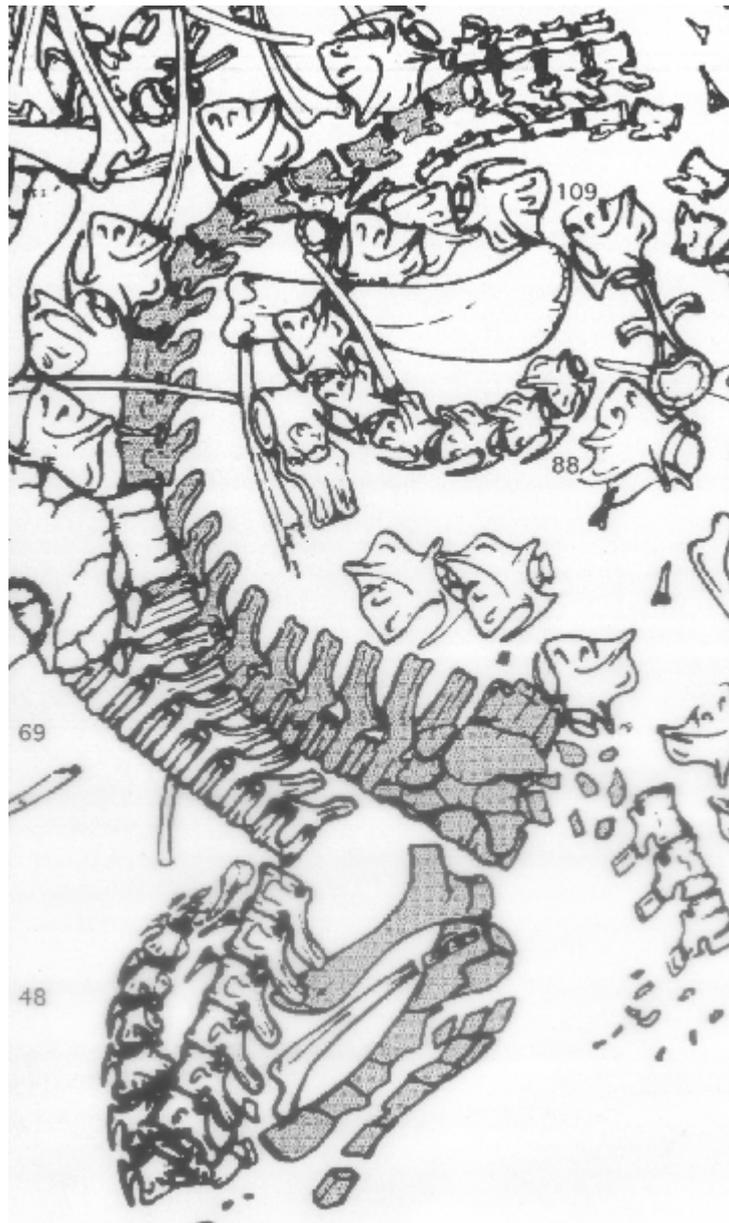


Abb. 8: Die Reste von Teilskelett B-a1 (in grau) wurden am Ostrand des Howe Quarry's gefunden. Die subrezente Erosion der Fundschicht hat dabei zumindest ein Ilium und das Femur beschädigt. Der anteriore Abschnitt der Caudalwirbelsäule ist bemerkenswert vollständig. Er zeigt im anterioren Bereich die relativ abrupt einsetzende starke Neigung der Neuralfortsätze, die für *Barosaurus* typisch ist (Foster 1996).

Bei den Sauropodenresten können die Gattungen *Apatosaurus*, *Barosaurus* und *Camarasaurus* unterschieden werden. Eine Identifizierung auf Artniveau war nicht möglich, weil das bis dato präparierte Howe Quarry Material fast ausschließlich von juvenilen bis subadulten *Barosaurus* stammt. Anhand der Fundpläne konnten die beiden Diplodociden *Apatosaurus* und *Barosaurus* aufgrund charakteristischer Merkmale ihrer Caudalwirbel unterschieden werden. Im Gegensatz zu *Apatosaurus* und *Diplodocus* ist bei *Barosaurus* ein abrupter Wechsel der Inklination der Neuralfortsätze im anterioren Abschnitt der Caudalwirbelsäule kennzeichnend (Foster 1996). Dieses Merkmal ist deutlich auf dem publizierten Fundplan von Bird erkenntlich (z.B. B-a1; Abb. 8). Eine weitere Bestätigung für diesen Sachverhalt lieferte ein AMNH-Foto dieses Schwanzes. Weiterhin wurden Cervicalwirbel (z.B. AMNH 7530 und 7535; Abb. 4a, 4b) eindeutig als zur Gattung *Barosaurus* gehörend identifiziert (Michelis et al. In Vorbereitung). Im Gegensatz dazu konnte weder anhand des präparierten Materials noch anhand der verfügbaren Grabungsunterlagen ein Nachweis für die Gattung *Diplodocus* erbracht werden. Dies gilt auch für die erst kürzlich aufgestellte Diplodocidengattung *Suuwassea* (Harris & Dodson 2004). Da das Appendicularskelett der Diplodociden keine anhand der Fundpläne erkennbaren Autapomorphien aufweist, war es nicht möglich isolierte Elemente des Appendicularskelettes auf Gattungsebene zu bestimmen. Es wird angenommen, dass die meisten isolierten Elemente im Howe Quarry zu *Barosaurus* gehören, da das überwiegende Material zu dieser Gattung gestellt werden kann. Die Cervicalwirbel von

*Camarasaurus* unterscheiden sich in Form und Größe deutlich von denen der Diplodociden *Barosaurus* und *Diplodocus* (McIntosh 1990; Abb. 4c, 4d). Sie sind ähnlich wie bei *Apatosaurus* relativ kurz. Weiterhin konnten posteriore Dorsalwirbel eindeutig zu *Camarasaurus* gestellt werden, weil bei Diplodociden in diesem Skelettabschnitt keine opisthocoele Wirbel mit kurzen Neuralfortsätzen bekannt sind (McIntosh 1990). Im Gegensatz zu den relativ kurzen Neuralfortsätzen der Dorsal-, Sakral- und anterioren Caudalwirbelsäule bei *Camarasaurus*, *Haplocanthosaurus* und *Brachiosaurus* haben die Diplodociden sehr hohe Neuralfortsätze in diesen Skelettabschnitten (McIntosh 1990). Das *Camarasaurus*-Material vom Howe Quarry kann anhand der proximal vergrößerten Scapula und des sich nach distal verjüngenden Ischiums von *Brachiosaurus* und *Haplocanthosaurus* unterschieden werden (McIntosh 1990).

Wie bereits erwähnt wurden die Theropodenzähne isoliert gefunden. In den meisten Exemplaren sind die Zahnkronen weitgehend vollständig erhalten während die Zahnwurzeln resorbiert wurden. Viele Zähne weisen multiple Frakturen auf und einige zeigen sogar Spuren duktiler Deformation. Diese Modifikationen werden auf die Kompaktion zurückgeführt und verhindern eine genauere taxonomische Bestimmung. Die Theropodenzähne sind zwischen 6 und 42 mm groß (Abb. 9). Es ist unklar ob die kleineren Zähne von kleinwüchsigen Theropoden oder von juvenilen Individuen großwüchsiger Theropoden stammen. Ähnliches gilt für die unterschiedlich großen Theropoden-Fußspuren (Lockley et al. 1998).

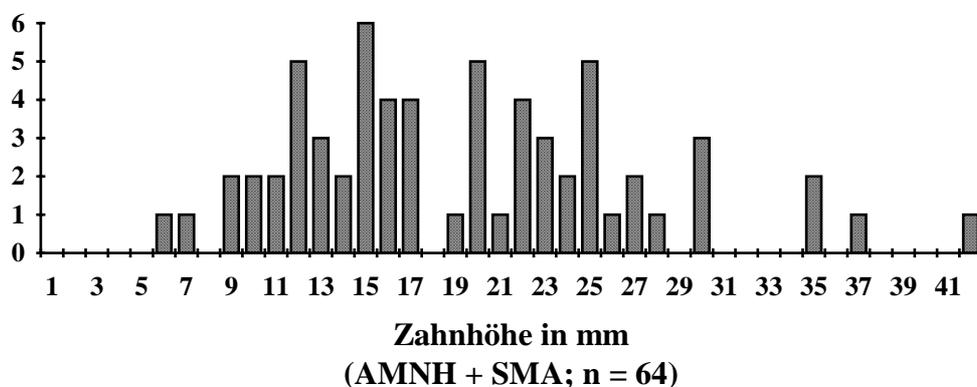


Abb. 9: Das Größenspektrum der isolierten Theropodenzähne im Howe Quarry wird in diesem Diagramm dokumentiert. Es ist klar zu erkennen, dass die Mehrzahl der Zähne von kleinen bis mäßig großen Theropoden stammt.

Auf den Fundplänen der Sinclair Dinosaur Expedition ist ein Femur erkennbar, das nicht zu einem Sauropoden gerechnet werden kann. Sein leicht sigmoidaler Schaft passt nicht zum gerade gestreckten Schaft eines Sauropodenfemurs. Da Brown (1935) außer den Sauropoden nur noch *Camptosaurus* für die Howe Quarry-Fauna aufführt kann man davon ausgehen, dass dieses Element zu *Camptosaurus* gehört. Diese Zuordnung kann jedoch nicht durch Beobachtungen am Material selbst bestätigt werden, weil dieses bisher noch nicht präpariert wurde. Ein weiteres Exemplar, das nicht zu den Sauropoden gerechnet werden kann, ist ein undiagnostischer Caudalwirbel eines juvenilen Tieres (SMA Halde 1). Der Wirbel ist 2 cm lang, 2,5 cm hoch und wird mit Ornithopoda indet. bestimmt.

Die Grundlage zur Bestimmung der im Howe Quarry vertretenen Größenklassen bilden die Gewichtsberechnungen durch Seebacher (2001). Demnach wog *Apatosaurus* 22 t, *Barosaurus* 20 t und *Camarasaurus* 11 t. Mit Ausnahme von *Apatosaurus* sind ausgewachsene Individuen im Howe Quarry nur untergeordnet vertreten, so dass die angegebenen Gewichte wohl nicht ganz erreicht wurden. Für die Mehrheit kann aber ein Mindestgewicht von ca. 1 t angenommen werden. Einige juvenile Sauropoden dürfte aber auch noch unter dieser Gewichtsgrenze gelegen haben. Für *Camptosaurus* errechnete Seebacher (2001) ein Gewicht von 268 kg. Somit können die im Howe Quarry nachgewiesenen herbivoren Dinosaurier als große bis sehr große Tiere angesprochen werden. Einige der juvenilen Sauropoden sind jedoch eher von mittlerer Größe gewesen. Die Verteilung der Theropodenzahngrößen belegt, dass bei den carnivoren Dinosaurier im Howe Quarry alle Größenklassen vertreten sind.

Im Howe Quarry können für alle identifizierten Sauropodengattungen adulte Individuen nachgewiesen werden. Außerdem sind für *Barosaurus* auch mehrere juvenile bis subadulte Individuen belegt. Dies wird durch die Existenz von 6 Humeri mit einer Länge von weniger als 60 cm unterstrichen. Weiterhin sind mehrere Diplodocidenskelettelemente auf den Fundplänen verzeichnet, die aufgrund ihrer geringen Größe nicht von adulten Tieren stammen können. Ein sicheres Kriterium zur Bestimmung von juvenilen Individuen, die Verwachsung von Wirbelkörper und Neuralfortsatz, ist nur vereinzelt zu beobachten. Selbst beim definitiv juvenilen Material AMNH 7530 ist die Verwachsung zwischen Wirbelkörper und Neuralfortsatz bereits vorhanden (Michelis et al. in Vorbereitung). Es existiert mindestens ein gesicherter Nachweis eines adulten *Camarasaurus* für den Howe Quarry. Bei den anderen Individuen dieser Gattung kann dies nicht ganz sicher

gefolgt werden, weil nicht genügend Informationen zur Ontogenie vorliegen. In zwei Fällen ist eine Verwachsung einer Scapula mit einem Coracoid nachweisbar. Da diese Elemente nach McIntosh (1990) erst spät in der Ontogenie Verwachsen kann angenommen werden, dass beide *Camarasaurus*-Individuen adult wenn auch nicht ganz ausgewachsen waren.

Partielle Skelette sind für alle drei vertretenen Sauropodengattungen überliefert. Die Teilskelette liegen häufig in Artikulation vor, obwohl Assoziation von Elementen ebenfalls weit verbreitet ist. Die Vollständigkeit einzelner Skelette kann somit bis zu 50% erreichen. Bei näherer Betrachtung können taxonspezifische Erhaltungsmuster erkannt werden.

Bei den Diplodociden *Apatosaurus* und *Barosaurus* ist die posteriore Dorsalwirbelsäule häufig mit dem Sacrum und dieses wiederum mit dem anterioren Abschnitt der Caudalwirbelsäule assoziiert (z.B. A-a2, B-a9; Abb. 10). Die anteriore Caudalwirbelsäule lässt sich häufig bis zum mittleren Schwanzbereich verfolgen, wobei in einigen Fällen eine Verschiebung in der Nähe des 7. Caudalwirbels beobachtet werden kann (z.B. A-a1, B-a1). Vielfach sind Caudalwirbelsegmente mit Hämaphysen assoziiert (z.B. A-a3). Es sind auch einige Beispiele bekannt bei denen die posteriore Caudalserie ohne Verbindung zur restlichen Wirbelsäule vorlag (z.B. B-j6). Nur in Ausnahmen wurden assoziierte oder gar artikulierende Dorsalwirbelsegmente, Kreuzbeine oder



Abb. 10: Die grau gefärbten Skelettelemente gehören zum Teilskelett A-a2. Es handelt sich dabei um einen ausgewachsenen *Apatosaurus* sp., der neben Teilskelett A-a1 im Zentrum des Fundkomplexes gefunden wurde. Erkennbar sind die Dorsal-, Sacral- und Caudalwirbelsäule, die sich vom unteren zum oberen Bildrand erstreckt. Außerdem sind die distalen Extremitätenreste der beiden Hintergliedmaßen links neben der Wirbelsäule in einer perspektivisch subvertikalen Orientierung dokumentiert. Die dünnen, gebogenen, ineinander verkeilten Knochenstäbe, die sich in Feld 157 an Tibia und Fibula lehnen, werden als Sternalrippen von A-a2 gedeutet.

Beckengürtel Elemente isoliert gefunden (z.B. B-a7). Viele Kreuzbeine sind zusammen mit den Beckenknochen, auf denen sie lagern erhalten (z.B. A-a2). Dem hingegen fehlen sehr häufig die Beckenelemente der vom Kreuzbein nach oben gewandten Seite (z.B. A-a2). Diese Beobachtung trifft auch auf die Erhaltung der Femora zu (z.B. B-a6). Die Rippen der Dorsalwirbel sind häufig mit jenen assoziiert, aber nur in wenigen Fällen liegen sie auch in Artikulation mit ihnen vor. Bei Teilskelett B-a4 ist ein aus 4 Dorsalwirbeln bestehendes Segment mit den Rippen in einer Weise verbunden, die die natürliche Form der Leibeshöhle nachzeichnet (Abb. 11). Dieses Dorsalsegment ist mit mindestens drei weiteren Dorsalwirbeln assoziiert, die ihrerseits mit dem Sacrum artikulieren. In vielen Fällen wurden schlanke, stabförmige Knochen in Assoziation mit Rippen gefunden (z.B. A-a2, B-a8; Abb. 10). Claessens (2004) zufolge handelt es sich dabei um Sternalrippen und nicht um Gastralia.

Einige Cervicalwirbel wurden ebenfalls in Artikulation gefunden. Solche Cervicalsegmente bestehen häufig aus 6 bis 10 Wirbeln (z.B. B-j1 = AMNH 7530). In einigen Fällen konnte Assoziation oder gar Artikulation mit Cranialresten auf den Fundplänen nachgewiesen werden. Dies wird auch durch entsprechende Eintragungen im AMNH-Archiv bestätigt (z.B. B-j4). Solche vollständigen Cervicalsegmente stammen vornehmlich aus der anterioren Hälfte der Halswirbelsäule. Im Gegensatz dazu wurden Cervicalwirbel aus der posterioren Halswirbelsäule niemals in Assoziation oder Artikulation gefunden. Daher kann angenommen werden, dass dieser Wirbelsäulenabschnitt am stärksten von Disartikulation und Transport betroffen war. Im Howe Quarry sind Wirbelsäulensegmente allgemein in einer nach dorsal gekrümmten Lagerung erhalten.



Abb. 11: Das Besondere an Teilskelett B-a4 ist die offenbar räumliche Erhaltung eines Rumpsegmentes. Es handelt sich dabei um 4 Dorsalwirbel und mindestens 6 Rumpfrippen in Artikulation. Dieses Segment lagert auf der linken Seite und scheint schräg nach anterior einzufallen. Entsprechend wurde auch der distale Rest der linken Vorderextremität durch seine perspektivische Darstellung in senkrechter Erhaltung dokumentiert.

Im Howe Quarry sind bei den Diplodociden die Elemente des Pectoralgürtels paarig miteinander assoziiert. In vielen Fällen sind auch die sonst selten fossil überlieferten Sternalplatten und Claviculae erhalten (z.B. B-a11). Obwohl Artikulation zwischen Scapula und Coracoid bei den Howe Quarry-Diplodociden weit verbreitet ist gibt es auch Einzelfälle in denen diese Elemente isoliert sind (z.B. B-j2; Abb. 12). Eine Assoziation der Humeri mit den Pectoralgürteln ist häufig zu beobachten (z.B. B-j5). Das gleiche gilt für in Artikulation oder Assoziation erhaltene Vordergliedmaßen (z.B. B-j2). Im Gegensatz zu den Vorderextremitäten sind keine Femora in Artikulation mit Tibia und Fibula dokumentiert. Selbst die Assoziation zwischen diesen Elementen ist eher untergeordnet vertreten. Andererseits sind im Howe Quarry vielfach vollständig erhaltene Epipodia überliefert, die ihrerseits häufig mit dem Tarsus artikulieren oder zumindest assoziiert sind (z.B. A-a1, B-a5; Abb. 13). In mehreren Fällen sind vollständige distale Vorder- und Hinterextremitätenreste in senkrechter Stellung dokumentiert (z.B. B-a5, B-a11, Abb. 10, 13, 14). Die Unterscheidung zwischen isoliert vorliegenden Epipodia der Vorder- und Hinterextremität ist nicht in jedem Fall verlässlich. Die sicherste Bestimmung solcher

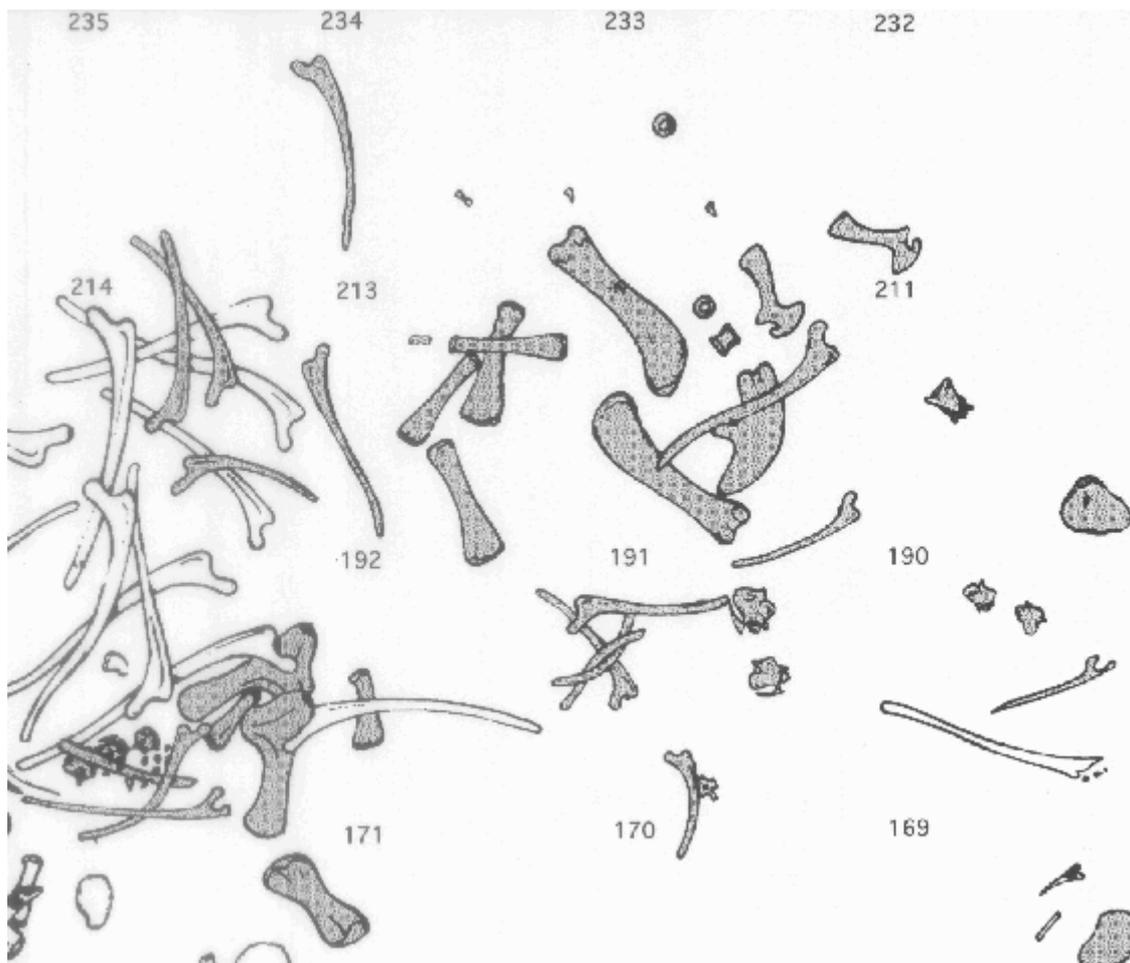


Abb. 12: Am äußersten Nordostrand des Howe Quarry's wurden die Überreste des juvenilen Teilskeletts B-j2 gefunden (in grau). Obwohl dieses Teilskelett relativ stark zerfallen ist, können einige der sonst unterrepräsentierten Beckenelemente beobachtet werden. Die Konzentration der Beckenelemente sowie der Femora, Tibiae und Fibulae im Bereich zwischen den Feldern 211 und 213 deutet auf eine Assoziation dieser Elemente hin. Sie repräsentieren somit den posterioren Körperabschnitt.

Elemente konnte bei einer Assoziation mit einem Astragalus erfolgen. In den Fällen wo paarige Epipodia keine Assoziation mit einem Astragalus vorweisen werden diese als Epipodia indet. eingeordnet.

Die Erhaltung der *Camarasaurus*-Skelette im Howe Quarry unterscheidet sich in einigen Punkten deutlich von jener der Diplodociden. Am deutlichsten wird dieser Unterschied im Fehlen jeglichen Nachweises eines Sacrus für *Camarasaurus*, obwohl von mindestens 2 Individuen (C-a2 und C-a3) Beckengürtel-elemente überliefert sind. Bis auf die Iliä sind diese Beckengürtel relativ vollständig. Bei C-a3 ist die Cervicalwirbelsäule fast vollständig und überwiegend in Artikulation erhalten (Abb. 15). Von zwei Individuen (C-a1 und C-a3) sind artikulierende Dorsalwirbelsegmente vorhanden und weitere isolierte Dorsalwirbel sind ebenfalls zu beobachten. Dennoch scheinen nicht alle ursprünglich vorhandenen Dorsalwirbel erhalten geblieben zu sein. Im Gegensatz zu den Diplodociden sind von *Camarasaurus* nur wenige Caudalwirbel dokumentiert. Einige der Humeri sind mit Elementen des Pectoralgürtels assoziiert (z.B. C-a2). Sternalplatten und Sternalrippen sind in Assoziation mit Rumpfrippen und diese wiederum mit anderen Skelettelementen überliefert (z.B. C-a3). Es gibt keinen Nachweis eines *Camarasaurus*-Femurs im Howe Quarry, jedoch sind einige Epipodia mit den Skeletten C-a2 und C-a3 assoziiert. Der Fundlage entsprechend werden diese Epipodia in Bezug zur Skelettanatomie gestellt und entweder als Vorder- oder Hinterextremitäten angesprochen. Generell scheinen die *Camarasaurus*-Skelette ebenso vollständig erhalten zu sein wie jene der Diplodociden.

Im Howe Quarry scheinen disartikulierte Elemente sehr häufig mit anderen Elementen des selben Skeletts assoziiert zu sein. Aufgrund der dichten Lagerung der Skelettelemente und der daraus ableitbaren räumlichen Nähe der Skelette ist es nicht in jedem Fall möglich eine Zuordnung isolierter Elemente vorzunehmen. Wie bereits erwähnt liegen Cervicalwirbel von Diplodociden häufig als isolierte Elemente vor. Dies gilt in abgeschwächter Form auch für Caudalwirbel, Rumpfrippen, Pectoral- und Pelvicalemente sowie Pro- und Epipodia. Da *Camarasaurus* weniger zahlreich im Howe Quarry vertreten ist und viele anatomische

Unterscheidungsmerkmale zu den Diplodociden aufweist ist es möglich die meisten isolierten *Camarasaurus*-Elemente den jeweiligen Skeletten zuzuordnen.

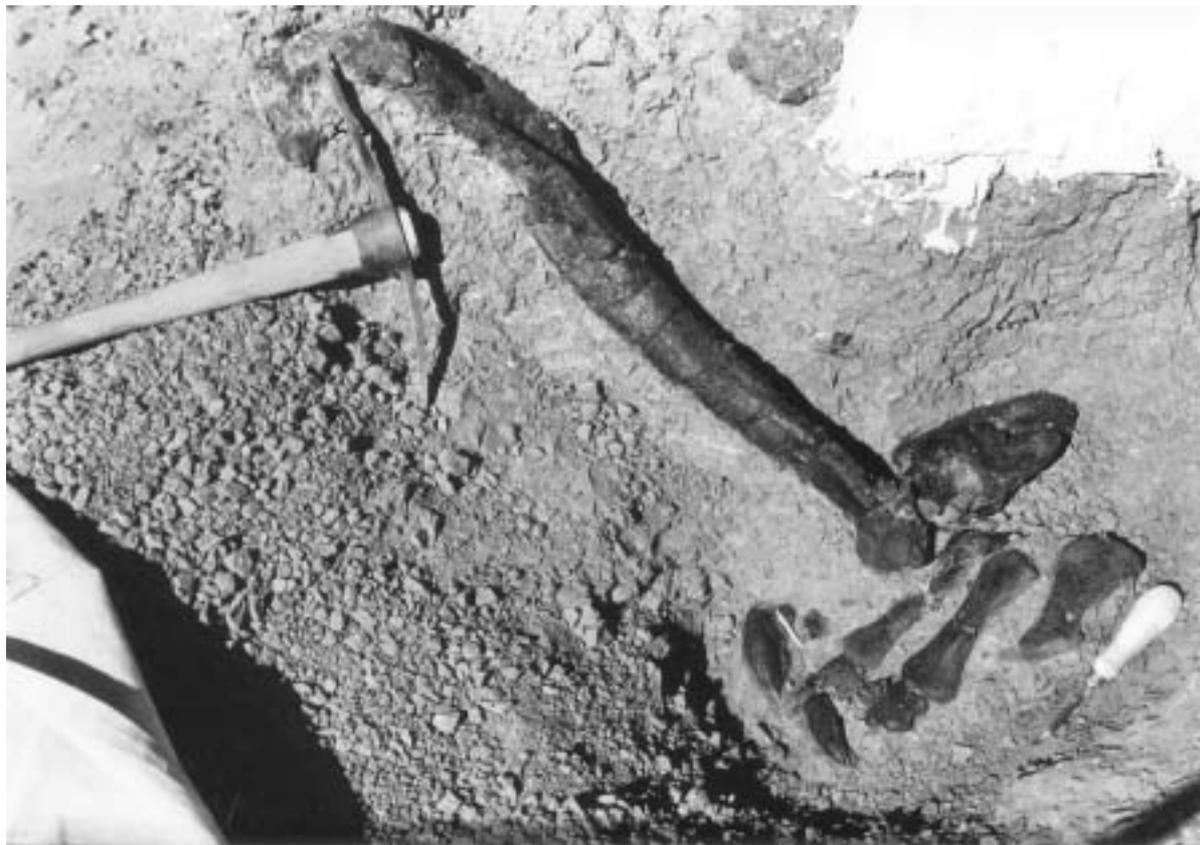


Abb. 13: Dieses Foto wurde im Verlauf der Sinclair Dinosaur Expedition, 1934 aufgenommen und stammt vom Südrand der Grabungsfläche. Es handelt sich um eine linke Tibia in Verbindung mit einem offenbar vollständigen und nahezu perfekt erhaltenen Fußskelett. Diese linke Hinterextremität wird einem adulten *Barosaurus*-Teilskelett (B-a5) zugeordnet (AMNH Foto-Archiv).

Im Howe Quarry liegen 3 *Apatosaurus*-, 3 *Camarasaurus*- und 19 *Barosaurus*- Teilskelette vor. Somit ist *Barosaurus* bei weitem das dominierende Faunenelement im Howe Quarry. In Tabelle 2 werden die Skelettelemente für jedes Teilskelett angegeben. Die Vollständigkeit der Teilskelette ist zum Teil sehr variabel. Die größten Individuen A-a1 und A-a2, die im Zentrum des Steinbruchs gefunden wurden, sind dabei besser erhalten als andere Teilskelette. Der Hauptunterschied zu anderen Teilskeletten liegt dabei in der Erhaltung der posterioren Dorsalwirbelsäule zusammen mit dem Sacrum und dem größten Teil der Caudalserie. Bei anderen Teilskeletten fehlen entweder einige oder alle Dorsal-, Sacral- oder Caudalwirbel. Die Teilskelette, die nur aus dem Cranium in Assoziation mit der anterioren Cervicalwirbelsäule bestehen, sind die am wenigsten vollständig erhaltenen Individuen (z.B. B-j1 = AMNH 7530). Eine Besonderheit ist, dass die Erhaltung von solchen Teilskeletten auf juvenile *Barosaurus* beschränkt ist. Da es auch einige juvenile *Barosaurus*-Teilskelette gibt, bei denen einige Dorsalwirbel in Assoziation mit Elementen des Pelvicgürtels sowie einigen weiteren Elementen vorliegen (z.B. B-j6 = AMNH 7531), kann nicht ausgeschlossen werden, dass nicht einige der Schädel und Cervicalwirbel zu diesen vorgenannten Teilskeletten gehören. Um die Möglichkeit einer fehlerhaften Zuordnung zu minimieren werden nur solche Teilskelette als Individuen angesprochen, bei denen keine Duplizierung von Elementen und keine räumliche Assoziation zu anderen Teilskeletten feststellbar ist. Teilskelette juveniler *Barosaurus* sind im Howe Quarry generell weniger vollständig erhalten als jene von adulten.

Die demographische Analyse der Howe Quarry-Population zeigt mit 32 % einen relativ hohen Anteil von juvenilen bis subadulten Individuen auf. Selbst wenn einige der hier als juvenil bis subadult eingestuften Individuen tatsächlich geschlechtsreif gewesen sein sollten, ist der Anteil an juvenilen Sauropoden relativ hoch. Dies liegt an der allgemein seltenen Überlieferung von juvenilen Sauropoden im Fossilbericht. Obwohl adulte Sauropoden im Howe Quarry die Mehrheit sind, scheinen einige aus ihrer Reihe erst kurz vor ihrem Tod geschlechtsreif geworden zu sein. Tatsächlich können nur 20 % der Population als weitestgehend ausgewachsen angesehen werden. In Anlehnung an Demographien rezenter Tierpopulationen (Conybear & Haynes 1984) wird die Altersklassenverteilung der Howe Quarry-Fauna als repräsentativ für eine stabile Sauropodenpopulation



Abb. 14: Dieses Foto zeigt einen Ausschnitt von Teilskelett A-a2. Außer dem senkrecht erhaltenen Tibia-Fibula-Paar zeigen alle anderen Knochen eher subhorizontale Lagerung. Das Femur stellt dabei eine gewisse Ausnahme dar, weil er trotz der nahezu perfekten Artikulation des Kopfes im Acetabulum mit dem distalen Ende schräg aufragt. Die posteriore Seite des Schaftes liegt dabei auf dem nach oben gerichteten Rand des letzten Dorsalwirbels (rechts im Bild). Damit ist er zwischen dem posterioren Rand der Dorsalwirbelsäule (rechts) und dem anterioren Rand des Sacrum (links) eingeschlossen. Das distale Ende des Pubisfortsatzes des linken Iliums ist direkt über dem Femurkopf im Zentrum des Fotos zu erkennen. Links daneben sind die artikulierenden Ischia sowie die Centra des erhaltenen Caudalwirbelsäulensegments dokumentiert. Wie viele und welche Fußskelettelemente mit den distalen Enden der senkrecht stehenden Tibia und Fibula assoziiert sind, kann nicht auf diesem Foto festgestellt werden (AMNH Foto-Archiv).

interpretiert. In Verbindung mit der geringen Verwitterung der Knochen sowie anderer Kriterien spricht die Demographie der Howe Quarry-Sauropoden für ein katastrophales Sterbeereignis (Voorhies 1969, Shipman 1981, Behrensmeyer 1991).

Das Sauropodenmaterial ist nicht zufällig im Howe Quarry verteilt. Die größten Individuen (A-a1 und A-a2) waren im Zentrum des Fundkomplexes eingebettet. Nicht vollständig ausgewachsene adulte Sauropoden sind in allen Bereichen des Howe Quarry vertreten, aber die meisten von ihnen lagen nahe dem Zentrum. Dem hingegen dominieren juvenile Individuen im Randbereich des Fundkomplexes. Nur einige wenige von ihnen lagen etwas näher am Zentrum. Die Individuen C-a2 und C-a3 lagen relativ nahe beieinander, während C-a1 am Südrand des Steinbruchs gefunden wurde. Der Abstand zwischen einzelnen Teilskeletten beträgt im Mittel zwischen 1 und 3 m.

Auf den ersten Blick zeigen bipolare Knochen sowie artikulierende Skelettsegmente keine bevorzugte Orientierung. Eine statistische Analyse der räumlichen Orientierung der Scapulae sowie der Propodia und Epipodia zeigt jedoch eine leicht bevorzugte Ausrichtung nach Nordwest-Südost (Abb. 16). Etwas weniger markant ist eine Ausrichtung der Scapulae in Richtung Nordost-Südwest. In vielen Fällen lagen mehrere Knochen übereinander. An anderen Stellen konnten Knochen und sogar Teilskelette in Dachziegellagerung erkannt werden. Alle Teilskelette wurden in seitlicher Lagerung gefunden. Im Gegensatz dazu stehen die in situ erhaltenen distalen Extremitätenhälften mit ihrer senkrechten Stellung, die vielfach mit den subhorizontal liegenden Teilskeletten assoziiert sind. Die perspektivische Darstellung solcher senkrechter Extremitätenreste auf den Fundplänen deutet darauf hin, dass diese Elemente in einigen Fällen durch die auf ihnen ruhenden Teilskelette in ihrer räumlichen Lagerung beeinflusst wurden.

Obwohl nur ein geringer Teil des ausgegrabenen Howe Quarry-Materials präpariert wurde, können verschiedene Knochenmodifikationen dokumentiert werden. Der Verwitterungsstadium des Howe Quarry-Materials liegt der Definition von Behrensmeyer (1978) folgend bei 0. Nur in wenigen Fällen (z.B. die isolierten

Theropoden-Caudalwirbel SMA L 27-1 und P 26-10) kann das Verwitterungsstadium 1 festgestellt werden. Postdiagenetische Fragmentierung von Knochen kann auf den Fundplänen der Sinclair Dinosaur Expedition am östlichen und südöstlichen Steinbruchrand beobachtet werden. Da an dieser Stelle die Fundschicht aus dem Hügel herauswitterte kann rezente Verwitterung und Erosion für die beobachtete Fragmentierung verantwortlich gemacht werden. Plastische Deformation des Materials (z.B. AMNH 7530, SMA I 24-4) kann auf diagenetische Kompaktion zurückgeführt werden. Spiral fractures sind sowohl auf den Fundplänen der Sinclair Dinosaur Expedition als auch am präparierten Material erkennbar. In den meisten Fällen handelt es sich dabei um Cervicalwirbel, die ihre Rippen verloren haben. Vollständig zerbrochene Knochen sind dagegen eher selten (z.B. AMNH 7530, B-j8). Darüber hinaus existieren in den Aufzeichnungen des AMNH Hinweise, dass viele Cranialfragmente gefunden wurden. Daher kann angenommen werden, dass besonders fragile Elemente (z.B. Schädel oder Cervicalwirbel von juvenilen Individuen) besonders stark von Fragmentierung betroffen waren. Ein Sauropodenfemur mittlerer Größe zeigt allerdings ebenfalls einen postmortalen Knochenbruch (SMA O 28-1). Er wurde ungefähr auf halber Länge schräg zur Längsachse gebrochen, wobei nur das distale Ende erhalten blieb. Weiterhin sind auf den Fundplänen bei einigen der Iliä, die auf der nach oben gerichteten Seite des Sacrums gefunden wurden, polygonal Brüche dokumentiert. Sehr wahrscheinlich sind diese Modifikationen vor der endgültigen Einbettung des massiven Sacropelvicalkomplexes entstanden. Bissspuren von Aasfressern wurden nur selten entdeckt. Beispiele hierfür sind ein Unterkieferfragment (SMA K 27-?) und möglicherweise auch die beiden Kreuzbeine AMNH 7532 und 7533. Eine im Howe Quarry-Material weit verbreitete Knochenmodifikation stellen Oberflächengruben dar. Sie sind in der Regel 1 bis 5 mm breit und nicht viel tiefer als 2 mm. Dabei weisen sie einen runden bis unregelmäßig geformten Rand auf, können aber auch einander überschneiden und somit größere zusammengesetzte Gruben formen. Identische Knochenmodifikationen werden von Fiorillo (1998) von einer anderen Dinosaurierfundstelle aus der Morrison Formation beschrieben und als Korrosion durch saure Bedingungen im Sediment interpretiert.

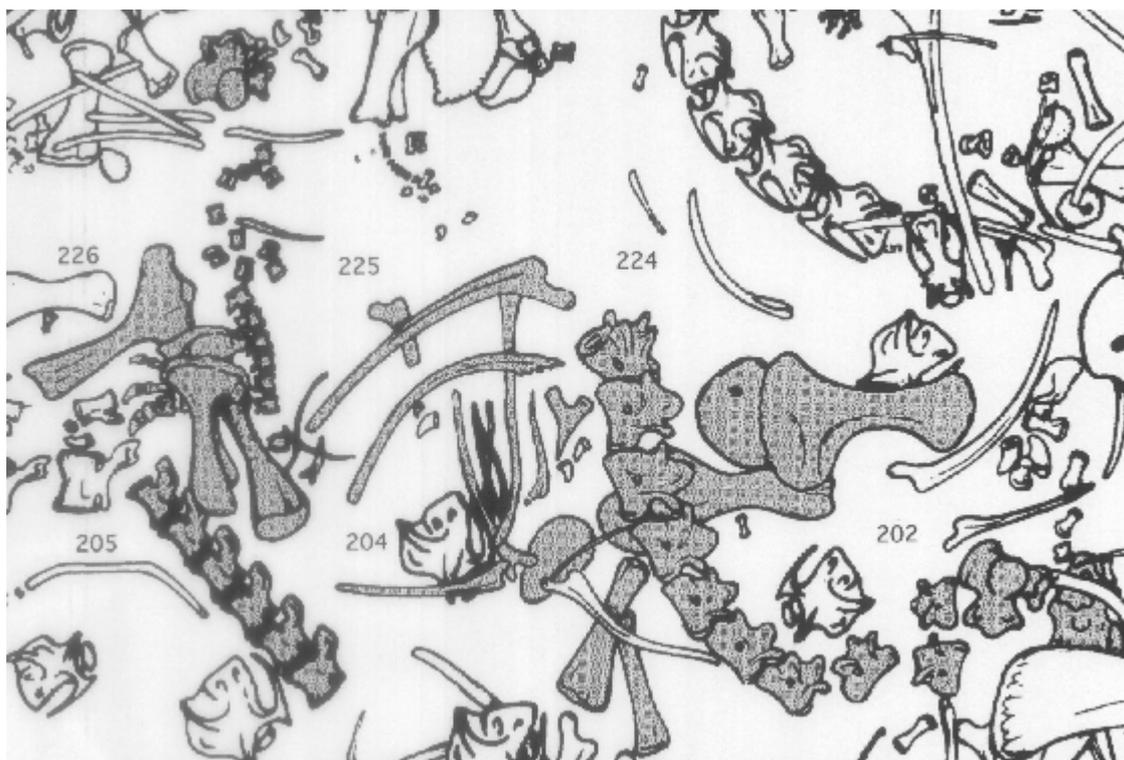


Abb. 15: Fast alle Skelettelemente sind bei diesem *Camarasaurus*-Teilskelett C-a3 vertreten. Es wurde im Westen des Howe Quarry's geborgen. Die charakteristische Morphologie der Cervicalwirbel und der Scapula ist deutlich von jener der Diplodociden zu unterscheiden. Weiterhin wurden auch zwei beschädigte Rumpfrippen im Feld 225 dokumentiert.

Erhaltung und Orientierung der Knochen im Howe Quarry weisen auf rasche Einbettung von in situ verwesenden Kadavern hin. Verdriftung von Elementen durch Wasserströmung spielte dabei nur eine untergeordnete Rolle und kann somit nicht für das selektive Fehlen von bestimmter Skelettelemente (z.B. Pelvicalemente, Femora) sein, weil die unterrepräsentierten Elemente zu groß sind um durch geringenergetische Strömungen verdriftet werden zu können. Unabhängig vom hydraulischen Transportverhalten der Dinosaurierknochen belegt auch die feinkörnige Natur des Sediments, dass im Howe Quarry nur leicht bewegtes Wasser bei seiner Bildung mitwirkte. Höchst wahrscheinlich sind aasfressende

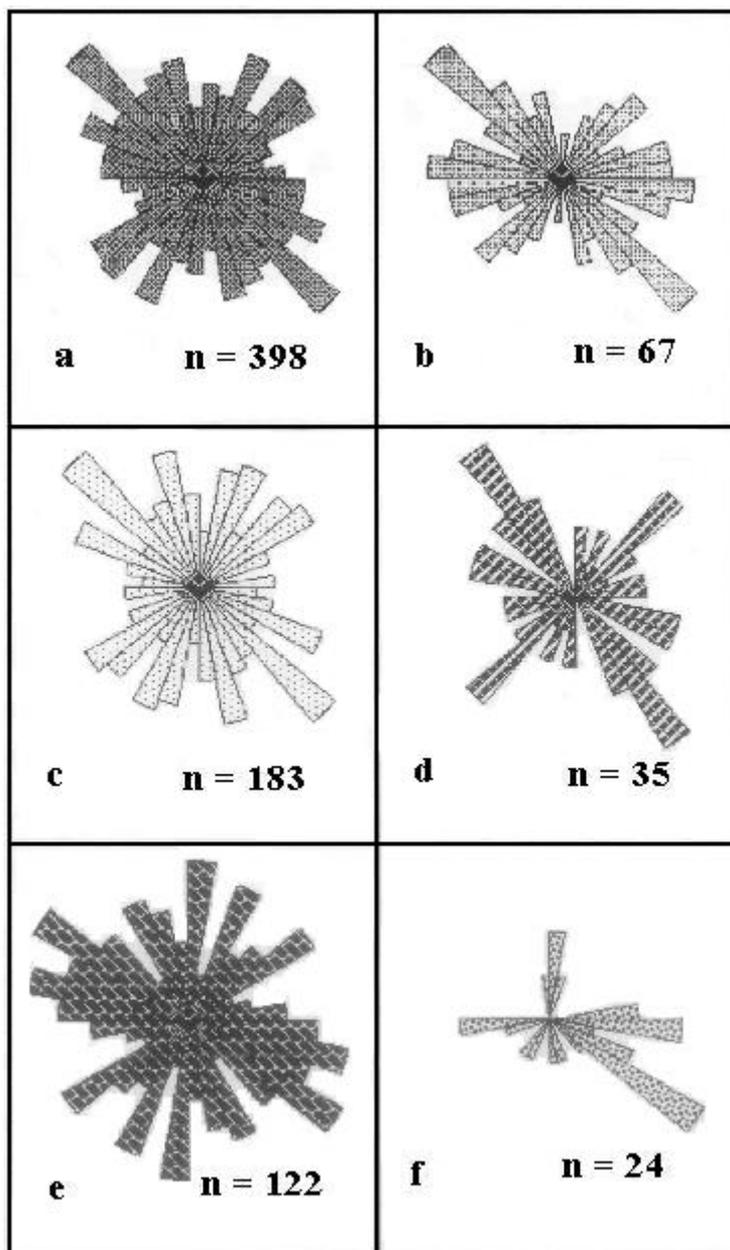


Abb. 16: Diese sechs Rosendiagramme zeigen die Orientierung ausgewählter linearer Elemente. Mit Ausnahme der Richtungsrose für die senkrecht eingebetteten artikulierenden Beine und Füße (f) sind alle Rosendiagramme Azimutdarstellungen und daher spiegelbildlich. Nur für die artikulierenden Beine und Füße (f) wurde eine Polarität festgelegt, um die Verankerung der Extremitäten im Sediment zu simulieren. Daher ist die Orientierung, die für diese Richtungsrose eingemessen wurde, das proximale Ende der Epipodien. Ihre Richtungsrose belegt eine bevorzugte Orientierung nach Südosten. Die artikulierenden Wirbelsegmente (b) sind bimodal nach Nordwest-Südost orientiert. Eine trimodale Richtungsrose weist das Diagramm d auf. Es zeigt, dass die Scapulae bevorzugt nach Nordwest-Südost und etwas weniger häufig nach Nordost-Südwest orientiert sind. Die Pro- und Epipodien (e) sowie die Rumpfrippen (c) haben dagegen keine bevorzugte Orientierung. Ihre große Anzahl gegenüber den Scapulae und Wirbelsegmenten bewirkt, dass die Richtungsrose aller untersuchten Elemente (a) - artikulierende Beine und Füße ausgenommen - ebenfalls keine bevorzugte Orientierung zeigt.

Theropoden die Hauptursache nicht nur für die selektive Verdriftung von Skelettelementen, sondern auch für die spiral fractures. Die Tatsache, dass Theropoden unterschiedlicher Größe an den Kadavern im Howe Quarry fraßen, ist durch die zahlreichen Theropodenzähne im Fundgut belegt. Aasfresseraktivität ist, wenn auch nur in geringem Umfang, durch Bisspuren an Sauropodenknochen belegt. Es gibt drei wesentliche Gründe, die erklären warum nur wenige Bisspuren im Howe Quarry beobachtet werden können. Zum einen ist wie bereits erwähnt nur ein geringer Teil des 1934 geborgenen Fundgutes präpariert worden, der zum anderen auch noch einen dicken Lacküberzug trägt. Dieser Lacküberzug erschwert die zweifelsfrei Identifizierung von potentiellen Bisspuren. Schließlich sind durch Theropoden erzeugte Bisspuren generell selten im Fossilbericht (Borsuk-

Bialynicka 1977, Buffetaut & Suteethorn 1989, Fiorillo 1991a, b, Hunt et al. 1994, Erickson & Olson 1996, Fiorillo & May 1996). Im Gegensatz dazu sind ausgefallene Theropodenzähne, bei denen erkennbar ist, dass die Wurzel resorbiert wurde, in der Regel der einzige Hinweis für Aasfresseraktivität wenn sie im Fundzusammenhang mit Kadavern vorliegen (Lull 1919, Maxwell & Ostrom 1995, Fiorillo & May 1996). Im Howe Quarry kann ein Verhaltensmuster der Aasfresser festgestellt werden. Das überdurchschnittlich häufige Fehlen der Pelvicalelemente sowie der Femora, und da besonders jener auf der nach oben gewandten Seite vieler Teilskelette, legen den Schluss nahe, dass die Theropoden beim Fressen besonders jene Körperpartien in der Nähe des Beckens bevorzugten. Diese Prädestination ist eine allgemeine Verhaltensweise fleischfressender Tetrapoden, da die Beckenregion besonders reich an Nährstoffen und in den meisten Fällen einfach zu erreichen ist (Hungerbühler 1998). Interessanterweise ist dieser Sachverhalt gerade bei Sauropodenkadavern weit verbreitet (z.B. Borsuk-Bialynicka 1977, Buffetaut & Suteethorn 1989, Hunt et al. 1994). Im Howe Quarry waren darüber hinaus offenbar auch die muskulösen Oberschenkel für die Aasfresser von Interesse. Dies ist an einem besonders auffälligen Fundzusammenhang erkennbar. Beim Teilskelett A-a2, das auf seiner linken Körperseite liegend gefunden wurde, ist der linke Femurkopf im Acetabulum verankert. Das distale Ende des Femurs ist jedoch auf der rechten Seite der posterioren Dorsalwirbel lagernd dokumentiert (Abb. 10, 14). Daher kann angenommen werden, dass das distale Ende des Femurs beim Fressen unter dem Kadaver des Sauropoden A-a2 aus dem schlammigen Sediment gezogen wurde. Bei der enormen Größe dieses Femurs dürfte dies nur einem entsprechend großen Theropoden möglich gewesen sein. Daher ist auch eine Beteiligung von Theropoden bei der häufig beobachteten Disartikulation von Pro- und Epipodien anzunehmen. Das Zerfallsmuster der Cervical-, Pectoral- und Dorsalelemente ist dagegen ursächlich mit den anatomischen Besonderheiten im Bauplan der Diplodociden zu erklären. Dies wird durch das abweichende Zerfallsmuster der *Camarasaurus*-Teilskelette nahegelegt. Eine Beteiligung von Theropoden am Zerfall dieser Skelettpartie ist allerdings nicht auszuschließen.

## 6. Bewertung relevanter Hypothesen zur Entstehung des Howe Quarry

Hypothesen zur Entstehung der im Howe Quarry beobachteten Fundzusammenhänge sind nur unter folgenden Voraussetzungen relevant:

- in situ Einbettung von Kadavern in einem Wasser- oder Schlammloch in der Nähe eines Flussufers
- untergeordneter Transporteffekt durch Wasserströmung
- Konzentration einer fast monospezifischen Sauropodenpopulation auf engstem Raum
- gemischte Altersklassenverteilung mit nur 20 % an ausgewachsenen Individuen
- teilweise Mumifizierung der Kadaver
- seitliche Lagerung der Kadaver häufig in Assoziation mit senkrecht in situ eingebetteten distalen Extremitätenresten
- Anwesenheit von aasfressenden Theropoden, die jedoch nicht dort gestorben sind
- räumlich getrennte Anordnung von Taxa sowie Größen- und Altersklassen

### 6.1 Einsinken und Steckenbleiben der Howe Quarry-Sauropoden in nicht tragfähigem Substrat

Eine naheliegende Hypothese zur Erklärung von Tetrapodenfossilien in Sedimenten von Schlamm- oder Wasserlöchern ist ein Steckenbleiben derselben in einem nicht tragfähigen Untergrund. Obwohl die riesigen Sauropoden mit ihrem enormen Fußdruck für ein solches Szenario prädestiniert zu sein scheinen sind tatsächlich nur selten Sauropodenfunde in einem solchen Kontext gesehen worden (z.B. Filla & Redmann 1994). Charakteristische Erhaltungskennzeichen sind senkrecht eingebettete Körper mit abgespreizten Beinen (Sander 1992). Im Gegensatz dazu sind im die Teilskelette im Howe Quarry in einer seitlichen Lagerung überliefert, wobei einige distale Gliedmaßenabschnitte in einer subvertikalen und nicht in einer abgespreizten Stellung dokumentiert wurden. Weiterhin kann diese Hypothese nicht erklären warum juvenile Sauropoden im Sediment steckengeblieben sein sollen, zum Teil größere aasfressende Theropoden jedoch nicht. Es ist auch nicht ersichtlich aus welchem Grund so viele Sauropoden so dicht gedrängt an einem Ort versammelt waren. Nur wenn die Teilskelette über einen längeren Zeitraum an diesem Ort akkumulierten könnte die hohe Konzentration an Teilskeletten im Howe Quarry erklärt werden. Im Gegensatz dazu gibt es im Howe Quarry eindeutige Hinweise auf ein einmaliges Massensterben (weitestgehend gleichartige Erhaltung der Teilskelette, kaum Überlagerung von Teilskeletten, taxon- und größen- bzw. altersspezifische Zonierung). Außerdem werden Tetrapoden die durch Einsinken und Steckenbleiben in nicht tragfähigem Substrat umkamen meist als solitäre Individuen eingebettet (Sander 1992). Aus den genannten Gründen kann postuliert werden, dass der Howe Quarry nicht durch diese Hypothese erklärbar ist.

### 6.2 Tod durch Feuer

In einer Landschaft mit ausgeprägter Vegetation kann ein Feuer den Tod von zahlreichen Tieren bedeuten (z.B. Cypert 1972, Cohen & Spackman 1977, Sanford et al. 1985, Weigelt 1989). Weiterhin konnten solche Feuerbrünste bereits im Fossilbericht nachgewiesen werden (z.B. Sander & Gee 1990). In einigen Fällen war es sogar möglich solche Ereignisse als Ursache für Massensterben in Verbindung zu bringen (Abel 1922, Sander 1987, 1989). Wenn Tiere durch Feuer eingeschlossen werden, dann kann dies dazu führen, dass die Tiere sich auf dem letzten sicheren Raum zusammenschließen um dem Feuer zu entgehen. Tiere, die derart in Panik versetzt werden, dürften ein Wasser- oder Schlammloch, wie es für die Howe Quarry-Fundschicht dokumentiert ist, als einen letzten sicheren Ort annehmen. Somit könnte auch die im Howe Quarry ungewöhnlich hohe Konzentration von Tieren mit einem Massensterben in Einklang gebracht werden. Jedoch ist nur wenig fossile Holzkohle im Howe Quarry dokumentiert um eine Katastrophe, wie sie in dieser Hypothese gefordert wird, erklären zu können. Vielmehr wird die fossile Holzkohle als Sedimenteintrag angesehen, der zwar auf ein Feuer hinweist, dieses kann jedoch weder zeitlich noch räumlich mit dem Sterbeereignis im Howe Quarry in kausalem Zusammenhang gebracht werden. Somit scheidet auch diese Hypothese zur Erklärung der Genese des Howe Quarry aus.

### 6.3 Akkumulation von Sauropodenkadavern in einem Flusssystem

Eine recht weit verbreitete Fundsituation für Sauropoden ist eine Erhaltung von Teilskeletten in fluviatilen Sedimenten. Ein gutes Beispiel dafür ist das Dinosaur National Monument in Utah, USA. Dort ist eine fossilreiche und sehr diverse Tetrapodenfauna in konglomeratischen Flußrinnensedimenten überliefert. Es wurden mehrere tausend Knochen, darunter auch einige Teilskelette gefunden. Allen gemein war dabei eine subhorizontale Orientierung der Elemente. Diese Fundstelle stimmt mit der Fundsituation im Howe Quarry in der Überlieferung von ausgefallenen Theropodenzähnen und Sauropoden unterschiedlichster Alterklassen und Gattungen überein (Keller 1973, Dodson et al. 1980a). Darüber hinaus gibt es jedoch keine weiteren Übereinstimmungen zwischen dem Howe Quarry und dem Dinosaur National Monument. Tatsächlich sprechen die autochthone Natur der Funde im Howe Quarry sowie Unterschiede in der sedimentären Fazies und die wesentlich geringere Diversität gegen eine Entstehung der Howe Quarry-Fauna als Schwemmgut eines Flusssystems. Die im Howe Quarry gefunden senkrecht eingebetteten Gliedmaßenreste sprechen außerdem gegen ein mögliches Ertrinken der Sauropoden in einem Fluss. Diese Hypothese kommt daher ebenfalls nicht zur Erklärung der Howe Quarry-Entstehung in Betracht.

### 6.4 Tod durch Ersticken, Vergiftung oder Krankheiten

Ein Massensterben der im Howe Quarry gefunden Tiere durch Ersticken oder auf Grund vulkanischer Aktivität kann ausgeschlossen werden, weil es im Bereich der Howe Ranch keinerlei Hinweise für Vulkanismus gibt. Zwar sind solche Ereignisse, bei denen viele Tiere auf Grund vulkanischer Aktivität massenhaft erstickten durchaus bekannt (z.B. am Nyos-See im Kamerun, Freeth & Kay 1987, Kling et al. 1987, Stager 1987), aber selbst wenn es im Howe Quarry Hinweise dafür geben würde, könnte damit nicht die hohe Konzentration von Individuen auf einem derart eng begrenzten Areal erklärt werden. Außerdem ist die geringe Diversität im Howe Quarry nicht mit einem hypothetischen Massensterben auf Grund vulkanischer Aktivität in Einklang zu bringen, da solche Ereignisse meist nicht taxonspezifisch töten.

Die gleichen Einwände stehen auch einer hypothetischen Massenvergiftung entgegen. Fossile Beispiele für durch Botulismus vergiftete Tiere sind zwar bekannt (Braun & Pfeiffer 2002, von Koenigswald et al. 2004), aber es gibt dabei keine Erklärungsmöglichkeiten warum Tiere dabei dicht gedrängt stehend gestorben sein sollten. Außerdem ist es nur schwer möglich Vergiftung oder Erkrankung als Todesursache bei fossilen Wirbeltieren nachzuweisen (Varricchio 1995).

### 6.5 Tod durch angreifende Theropoden

Brinkmann & Siber (1992) spekulierten über ein Massensterben der Howe Quarry-Sauropoden auf Grund eines Theropoden-Angriffs. Dabei soll eine Sauropoden-Gruppe oder Herde von Theropoden in einem Wasser- oder Schlammloch angegriffen worden sein. Diese Hypothese würde die hohe Zahl ausgefallener Theropodenzähne im Howe Quarry erklären. Denkbar wäre auch, dass die Sauropoden durch den Angriff in Panik versetzt wurden und deshalb so ungewöhnlich dicht zusammenrückten bevor sie starben. Außerdem wären die erschrockenen Sauropoden nicht mehr in der Lage gewesen sich oder die Jungtiere zu verteidigen. Daher könnte eine solche Panik erklären, warum die meisten juvenilen Sauropoden im Randbereich des Howe Quarry's gefunden wurden. Unter der Voraussetzung, dass die Apatosaurus- sowie die Camarasaurus-Individuen vor dem Angriff eigenständige Gruppen bildeten, wäre es denkbar, dass diese Gruppen auch nach einem plötzlichen Angriff zusammenblieben.

Obwohl diese Hypothese eine ganze Reihe besonderer taphonomischer Beobachtung im Howe Quarry zu erklären vermag, existiert dennoch ein Indiz, das gegen diese Erklärungsmöglichkeit spricht. Es ist nicht ersichtlich aus welchem Grund die distalen Gliedmaßenabschnitte der Sauropoden in situ im Sediment

eingebettet wurden, wenn der restliche Körper nach der Tötung durch die Theropoden auf die Seite fiel. Dies bedeutet nämlich, dass die Sauropoden schon vor dem vermeintlichen Angriff dicht gedrängt und nach Gattung sowie Größen- beziehungsweise Altersklassen getrennt im Wasser- oder Schlammloch standen. Somit kann Panik auch nicht für diese Differenzierung verantwortlich sein. Damit entfällt aber auch das stärkste Argument für einen hypothetischen Theropoden-Angriff.

#### 6.6 Massensterben auf Grund eines extremen Temperatursturzes

Die Hypothese, dass ein plötzlicher, massiver Kälteeinbruch die Howe Quarry-Sauropoden umbrachte, lässt sich nicht anhand der gesammelten Daten belegen. Es gibt allerdings einige taphonomische Aspekte, die mit dieser Hypothese in Einklang gebracht werden können. So ist zum Beispiel das Austrocknen des Sediments (z.B. Trockenrisse) beziehungsweise die Mumifizierung der Kadaver auch unter kalten Temperaturen möglich (Weigelt 1989). Die dichte Konzentration der Sauropoden im Wasserloch könnte als Wärmeschutz gegen die Kälte gedeutet werden. Dabei könnte es auch zu inter- und intraspezifischen Konkurrenzkämpfen gekommen sein, die die Zonierung nach Taxon und Größe ergeben haben könnten. Betrachtet man jedoch die paläogeographischen und paläoklimatischen Daten für die Morrison-Formation, so ist trotz der relativ weit im Norden liegenden Position des Howe Quarry's kaum davon auszugehen, dass es derart gravierende meteorologische Phänomene gab. Ein Massensterben auf Grund eines extremen Temperatursturzes ist daher mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit auszuschließen.

#### 6.7 Massensterben auf Grund einer Dürrekatastrophe

Ein hypothetischer Zusammenhang zwischen dem Howe Quarry-Leichenfeld und einer Dürrekatastrophe wird durch mehrere taphonomische Daten gestützt. Als direkter Hinweis für eine Trockenzeit werden die Caliche-Knollen im Howe Ranch-Profil sowie aufgearbeitete Siltstein-, Pflanzen- und Caliche-Gerölle als Komponenten des Konglomerats im Hangenden der Howe Quarry-Fundsicht gewertet (Abb. 6). Weiterhin könnten auch die beobachteten Trockenrisse und die senkrecht stehenden distalen Extremitätenreste, in Kontrast zu den dazugehörigen seitlich lagernden Körpern, auf ein allmähliches Austrocknen der schlammigen Sedimente hinweisen. Das Auftreten eines Konglomerats direkt im Hangenden der Fundsicht und das Fehlen von vergleichbaren grobklastischen Ablagerungen im Liegenden kann ebenfalls als Zeichen für ein außergewöhnliches, hochenergetisches Ereignis gedeutet werden, das für die sedimentäre Bedeckung der Fundsicht verantwortlich war (Abb. 6). Die relativ geringe Mächtigkeit dieser Schüttung und die darin beobachteten Sedimentstrukturen zeigen ein kurzzeitiges Sedimentationsgeschehen an. Dies kann mit einem plötzlichen, starken Wasseranstieg erklärt werden, wie es zum Beispiel ein Wolkenbruch am Ende einer Trockenzeit verursachen kann. Das Fehlen eines Nachweises von Konglomeraten im Liegenden der Fundsicht könnte weiterhin bedeuten, dass sich eine vergleichbare Situation in dieser Region nicht zuvor ereignete.

Weitere Hinweise, die eine Dürrekatastrophe untermauern, können im Fundzusammenhang gefunden werden. Die geringe Diversität, die relativ hohe Zahl juveniler und subadulter Sauropoden sowie die Zerfalls- und Modifikationsmuster im Howe Quarry stimmen mit rezenten Beobachtungen ähnlicher Situationen überein (z.B. Conybeare & Haynes 1984). Die Akkumulation von hauptsächlich juvenilen und nicht ganz ausgewachsenen Sauropoden sowie einiger weniger adulter bis seniler Individuen könnte durch einen, von einer durch Dürre verursachten akuten Nahrungsknappheit hervorgerufen worden sein. Da adulte Sauropoden im Howe Quarry nicht so häufig vorkommen wie in anderen Lokalitäten kann man schlussfolgern, dass die Dürrekatastrophe zu Ende war bevor auch noch die naturgemäß physisch stärkeren adulten Tiere starben. Demnach dürfte sich das Massensterben nicht am Ende der Dürrekatastrophe ereignet haben. Die Anordnung der meisten Howe Quarry-Teilskelette dicht nebeneinander ist ungewöhnlich. Sie kann durch eine entsprechende Situation, wie sie bei einer Dürrekatastrophe auftreten kann, erklärt werden. So berichtet Shipman (1981: S. 21), dass viele Tiere bei Dürreperioden trotz extremer Nahrungsknappheit an schrumpfenden Wasserstellen verbleiben. Wiman (1913) berichtet von zwei Massenakkumulation von Krokodilen im Mündungsbereich des Amazonas. Die mehrere tausend Individuen zählenden Gruppen waren im Verlauf einer extremen Dürre entstanden. Die im Howe Quarry senkrecht stehenden Extremitätenreste deuten daraufhin, dass auch hier viele Tiere zum Zeitpunkt ihres Todes passiv im Schlamm standen und somit keinen Versuch unternahmen um ihrer Situation zu entgehen.

Auch die räumliche Verteilung der Taxa sowie der Größenklassen gibt Hinweise, die einen Zusammenhang zwischen dem Verhalten der Tiere und einer extremen Trockenzeit nahe legen. Alle *Camarasaurus*-Teilskelette wurden in der Südwesthälfte des Howe Quarry's relativ nah beieinander gefunden. Die beiden größten Teilskelette im Howe Quarry, A-a1 und A-a2, standen dicht nebeneinander im Zentrum des Wasserloches. Dagegen wurden die zahlenmäßig dominierenden *Barosaurus*-Individuen in allen Bereichen des Steinbruchs gefunden. Die Konzentration der größten Tiere im Zentrum des Fundkomplexes und die sukzessive Größenabnahme zum Rand hin lässt sich durch inter- und intraspezifisches Konkurrenzverhalten erklären. Als Ursache kann Stress in Folge der Dürre angenommen werden. Ähnliche Verhaltensweisen sind auch bei rezenten Tieren während einer Dürrekatastrophe dokumentiert (z.B. Henshaw 1972, Conybeare & Haynes 1984).

Die Erhaltungsmuster zeigen einerseits fortgeschrittenen Zerfall der Skelette an. Andererseits sind die häufigen Funde von sonst bei Sauropoden kaum überlieferten Elementen (z.B. Schädel, Claviculae, Gastralia, vollständige Füße) sowie die in situ-Erhaltung von fossilisiertem Mageninhalt (Pflanzenreste und Gastrolithe) und von großen Mengen kohlgiger Haut Anzeichen für sehr gute Erhaltungsbedingungen. Vor allem die mumifizierten Hautreste deuten auf ein allgemeines Austrocknen der Kadaver hin. Dies ist bei der Größe der betroffenen Kadaver nur während einer längeren Trockenperiode denkbar. Die räumliche Erhaltung des Brustkorbs von Teilskelett B-a4 ist als ein solches Zeichen für trockene Bedingungen zu verstehen.

Trotz der angezeigten Mumifizierung sind die meisten Kadaver mehr oder minder stark zerfallen, was vor allem auf die Erhaltung der kleineren Individuen zutrifft. Als hauptsächliche Ursache dafür wird die Aasfresseraktivität im Howe Quarry-Leichenfeld gedeutet. Theropoden sind allerdings nicht von der Trockenzeit betroffen gewesen, weil sonst auch Skelettreste im Howe Quarry zu erwarten gewesen wären. Die selektive Wirkung der Trockenzeit auf die herbivoren Sauropoden und die Verschonung der Theropoden wird auch durch rezente Beobachtungen nachgezeichnet (z.B. Shipman 1981, Conybeare & Haynes 1984).

Bedingungen, die während Dürrekatastrophen herrschen, können demnach ein taphonomisches Bild ergeben, wie es zum Teil im Howe Quarry dokumentiert ist. Beweise für einen ursächlichen Zusammenhang einer Dürrekatastrophe mit dem Howe Quarry-Leichenfeld sind aber nicht zu verzeichnen. Jedes Indiz, das hier als Hinweis für die Existenz einer Trockenzeit gewertet wurde, lässt auch alternative Deutungen zu. Andererseits sind im taphonomischen Befund des Howe Quarry's keine Hinweise beobachtet worden, die gegen eine Dürrekatastrophe argumentieren könnten. Alternative Hypothesen zum Dürrekatastrophen-Szenario sind nicht annähernd so deckend mit den taphonomischen Daten aus dem Howe Quarry in Übereinstimmung zu bringen. Deshalb wird eine hypothetische Dürrekatastrophe für die Bildung des Howe Quarry-Leichenfeldes favorisiert.

## 7. Hypothetisches Szenario

Während einer Dürrephase versammelten sich Sauropoden und möglicherweise auch andere herbivore Dinosaurier an den Wasserstellen, die sich im Bereich eines versiegenden Flusslaufs bildeten. Dabei fraßen die Pflanzenfresser die Vegetation in der Umgebung des Howe Quarry-Wasserloches ab. Nach einiger Zeit war für die bereits geschwächten Tiere ein Ausweichen auf andere Gebiete, in denen ausreichend Nahrung zur Verfügung stand, nicht mehr möglich. Die nicht geschwächten adulten Individuen suchten hingegen diese Ressourcen auf. Daher scheinen ausgewachsene Sauropoden in der Howe Quarry-Demographie unterrepräsentiert zu sein, obwohl sie theoretisch in Altersklassenverteilungen von Massensterben stärker vertreten sein müssten (Shipman 1981, Behrensmeyer 1991).

Die am Wasserloch verbliebenen Tiere begannen sich im Schlamm zu konzentrieren. Zunächst versuchte jedes Tier eine möglichst vorteilhafte Stelle innerhalb des Wasserloches für sich zu beanspruchen. Eine solche Stelle könnte zum Beispiel Wasser in größerer Quantität und/oder besserer Qualität geführt haben als andere. Das Mehr an Feuchtigkeit hätte zum Beispiel bei den angenehmen hohen Temperaturen den Vorteil einer gewissen Abkühlung für die Tiere bedeuten können. Daher bot wahrscheinlich die tiefste Stelle des Wasserloches die größten Vorteile. Um eine vorteilhafte Stelle für sich zu beanspruchen war unter zunehmendem Umweltstress Umständen inter- und intraspezifisches Konkurrenzverhalten nötig. Ähnliche Verhaltensweisen wurden im Verlauf extremer Trockenzeiten, wie sie hier für den Howe Quarry postuliert werden, rezent bei afrikanischen Großsäugern beobachtet (Henshaw 1972, Conybeare & Haynes 1984) und entsprechend auch als mögliche Verhaltensweisen für fossile Wirbeltiere in Betracht gezogen (Schwartz & Gillette 1994). Diesen Machtkampf konnten auf Dauer nur die Individuen gewinnen, die durch Körpergröße und auf Grund höherer Energiereserven dominieren konnten. Im Zentrum des Fundkomplexes könnten die zwei ausgewachsenen *Apatosaurus*-Individuen A-a1 und A-a2 auf diese Weise dominiert haben. In Folge starker Konkurrenz verteilten sich die kleineren Tiere um die Größeren im Zentrum des Wasserloches, so dass schließlich diese Zonierung im Fossilbericht erhalten blieb.

Außer den Sauropoden dürften andere eventuell anwesende Pflanzenfresser keine Chance oder vielleicht auch kein Interesse am Wasserloch gehabt haben (Hillman & Hillman 1977, Behrensmeyer 1981, Conybeare & Haynes 1984, Haynes 1988). Aus diesem Grund sind sie auch nicht in der Howe Quarry-Fauna vertreten. Schließlich war der Stress durch die harschen Umweltbedingungen so groß geworden, dass die Konkurrenzkämpfe eingestellt wurden und sich die Sauropoden allmählich enger, als unter normalen Bedingungen denkbar, zusammendrängten. Von diesem Zeitpunkt an dürfte es wahrscheinlich nicht lange gedauert haben bis das erste Tier verendete. Die Todesursache und das Tier, das zuerst starb, können nicht mehr ermittelt werden. Am wahrscheinlichsten ist, dass eine Kombination aus Erschöpfung, Überhitzung und Erkrankung die Tiere innerhalb von wenigen Tagen bis Wochen tötete (Weigelt 1989).

Aasfresser konnten diese Situation offenbar ungefährdet ausnutzen. Die Erhaltung der Theropodenfußspuren zeigt, dass der Schlamm zu diesem Zeitpunkt noch nicht ausgetrocknet war. Theoretisch wären zumindest die größeren Theropoden, wegen ihres erhöhten Bodendrucks, vom Steckenbleiben gefährdet gewesen. Da jedoch keine Theropodenskelette überliefert sind, kann gefolgert werden, dass das Sediment fest genug war um eine ausreichende Tragfähigkeit zu gewährleisten. Kadaver kleiner Individuen sind von den Aasfressern vermutlich bevorzugt worden. Hier scheint das Überdurchschnittliche Fehlen des Axialskelettes

darauf hinzudeuten, dass die Theropoden diese Elemente aus dem Skelettverband entfernten. Denkbar wäre ein Verschlingen von vollständigen Segmenten der Wirbelsäule kleiner Sauropoden durch mittelgroße bis große Theropoden. Eine andere Möglichkeit wäre das Verschleppen einzelner Wirbel oder anderer kleinerer Skelettabschnitte durch kleinere Theropoden. Die kleineren Aasfresser könnten diese Elemente außerhalb des Wasserloches transportiert haben um dort ungestört zu fressen.

Die Aasfresseraktivität konzentrierte sich bei größeren Kadavern besonders auf die nährstoffreichsten Partien, also auf die Leibeshöhle im Bereich des Beckens und am Femur. Dabei kam es unter anderem zu Disartikulation von distalen Femurenden, Beckenknochen, posterioren Abschnitten der Dorsalwirbelsäule und Teilen des Gastralskeletts. Ähnliche taphonomische Zusammenhänge und somit auch Verhaltensweisen der Aasfresser können auch bei anderen Sauropodenkadavern postuliert werden (Borsuk-Bialynicka 1977, Buffetaut & Suteethorn 1989, Hunt et al. 1994). Die Beobachtung, dass der ventrale Bereich des Körpers und hier besonders die Beckenregion von carnivoren Tieren als Nahrungsquelle favorisiert wird, kann sogar als ein generell gültiges Fressverhalten angenommen werden (Hungerbühler 1998).

Beim Fressen sind den Theropoden im Lauf des natürlichen Zahnwechsels Zähne, deren Wurzeln resorbiert worden waren, verloren gegangen. Diese sind im Howe Quarry in größerer Zahl erhalten geblieben. Die Zahngrößenverteilung weist auf eine Dominanz an mittelgroßen Theropoden hin, obwohl auch kleine und große Raubsaurier beteiligt waren. Vermutlich orientierte sich das Verhalten der Theropoden an den Gegebenheiten. Die größeren Theropoden hatten dabei vermutlich den größten taphonomischen Einfluss auf die Kadaver. Leichenreste wurden aus dem Skelettverband gerissen und vermutlich auch aus dem Schlammloch getragen, was zum Beispiel der fehlende proximale Abschnitt des Femurs SMA O 28-1 andeutet. Auch mittelgroße und kleine Theropoden waren an den Disartikulation und Verdriftung von Kadaverresten beteiligt. Hinweise, die darauf schließen lassen, dass selbst kleine bis mittelgroße Theropoden einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf Kadaverreste haben können, sind auch von anderen Fundstellen bekannt (z.B. cf. *Liliensternus* sp., Sander 1992, *Deinonychus antirrhopus*, Maxwell & Ostrom 1995). Mittelgroße Theropoden können sogar für die Verdriftung von großen Sauropodenknochen verantwortlich gemacht werden (Buffetaut & Suteethorn 1989, Fig. 1 und 2). Dennoch wurden dabei nur wenige Knochen durch Bisse beschädigt. Nicht nur im Howe Quarry sondern auch an anderen Kadavern, die von Theropoden ausgebeutet wurden, sind Bissspuren selten (z.B. Borsuk-Bialynicka 1977, Buffetaut & Suteethorn 1989, Fiorillo 1991a, b, Hunt et al. 1994, Erickson & Olson 1996, Fiorillo & May 1996). Ausgefallene Zähne sind jedoch häufig die einzigen Indikatoren für die einstige Anwesenheit von Theropoden an den jeweiligen Kadavern (z.B. Lull 1919, Maxwell & Ostrom 1995, Fiorillo & May 1996). Aus diesem Grund kann man davon ausgehen, dass Theropoden beim Fressen versuchten Zahnkontakt mit den Knochen zu vermeiden. Andererseits beweist der fossile Mageninhalt eines *Allosaurus* sp., dass Knochen im ganzen verschluckt wurden (Ayer 1999).

Die beobachteten Knochenbeschädigungen im Howe Quarry dürften häufig eine Folge des Trampings durch die Theropoden sein. Dies gilt besonders für jene Stellen, an denen Knochen in situ gebrochen vorlagen. Im Gegensatz dazu sind beschädigte Knochen, bei denen Fragmente offenbar fehlen, wohl eher beim Fressen durch Aasfresser zerbrochen worden. Die Fülle an Nahrung, die sich den Aasfressern bot, konnte nicht vollständig von ihnen verwertet werden. Mumifizierte Hautfetzen blieben daher vielfach konserviert.

Das Ende der Trockenzeit wurde vermutlich von gewitterartigen Regenfällen eingeleitet, denen Trockengewitter vorausgegangen sein könnten. Blitze haben dabei in Bäumen, die während der Dürreperiode vertrockneten, Feuer entfacht. Die dabei entstandene Holzkohle bedeckte die Oberfläche der Schwemmebene. Schließlich setzten Niederschläge ein. Sie führten zu einem Anschwellen des nahe am Howe Quarry gelegenen Flusses. Als der Fluss über sein Ufer trat überschwemmten die Fluten das Knochenfeld. Die nicht im Sediment fixierten Knochen wurden dabei verdriftet. Ein Abtransport von Skelettresten aus dem Wasserloch heraus ist aber wahrscheinlich nur von untergeordneter Bedeutung, weil sich die verdrifteten Elemente in den teilweise aus dem Schlamm ragenden Knochen verfangen.

Die Sedimentation setzte zunächst mit einem konglomeratischen, schräggeschichteten Feinsand ein. Die Gerölle stammen aus aufgearbeiteten Morrison-Sedimenten und wurden auch an anderen Stellen im Bereich der Howe Ranch beobachtet. Es handelt sich dabei um Pflanzenreste, fossile Holzkohlestücke sowie Siderit- und vor allem Caliche-Knollen, die im Durchmesser meist nicht mehr als 1 cm messen. Die Entstehung der Caliche-Knollen geht auf ein trockenes Klima zurück. Sie werden daher als indirekter Hinweis für die Dürrekatastrophe gedeutet. Darauf weist auch das Fehlen solcher Caliche-Knollen aus anderen Flussablagerungen im Bereich der Howe Ranch hin. Nur der schräggeschichtete konglomeratische Sandstein unmittelbar im Hangenden der Fundschicht führt solche Knollen in dieser Häufigkeit. Die Sedimentation derartiger konglomeratischer Sande hat mindestens mehrere Stunden bis einige Tage gedauert und ist in mehreren Schüben erfolgt. Schrägschichtung und Komponenten dieser Sandsteine sprechen für Ablagerung unter relativ hochenergetischen Bedingungen. Die feinkörnigen Sand- und Siltsteine zwischen den konglomeratischen Einschaltungen bezeugen ein vorübergehendes Abfallen der Strömung.

Der Zeitraum bei der Bildung des Howe Quarry-Knochenfeldes lässt sich nicht anhand von objektiven Kriterien bestimmen, wohl aber empirisch abschätzen. Unter saisonalen klimatischen Bedingungen, wie sie für die Morrison Formation angenommen werden (Demko & Parrish 1998; Demko et al. 2004; Parrish et al. 2004; Hasiotis 2004; Dunagan & Turner 2004; Engelmann et al. 2004), kann eine extreme Dürreperiode wesentlich

länger gedauert haben als normalerweise üblich. Nimmt man unter normalen Bedingungen eine jährliche Zyklizität für die Trockenzeit an (Fiorillo 1994), so könnte sich die extreme Dürrekatastrophe, die hier hypothetisch angenommen wird, über mehrere Jahre hingezogen haben. Anhand der seltenen Verwitterungsspuren an den untersuchten Knochen dürfte es sich jedoch nicht um Größenordnungen von Jahrzehnten handeln. Vielmehr kann durch Analogieschluss zu rezenten Beobachtungen von Knochenverwitterungsstadien unter semiariden Bedingungen (Behrensmeyer 1978) eine relativ kurze Bildungsdauer abgeleitet werden.

Da die Verwitterungsintensität von Knochen auch eine Funktion klimatischer Faktoren ist (Fiorillo 1994), muss eine Vergleichbarkeit der fossilen und rezenten Beobachtungen mit Bezug auf die klimatischen Bedingungen nachgewiesen werden, um diese Analogieschlüsse zuzulassen. Mit der Hypothese einer extremen Dürrephase werden klimatische Bedingungen gefordert, die jenen im rezenten Untersuchungsgebiet von Behrensmeyer (1978) in etwa entsprechen dürften. Behrensmeyer stellte eine Zeitspanne von wenigen Monaten bis zu maximal 3 Jahren fest bis ein Knochen erste Anzeichen von Verwitterung aufweist. Im Howe Quarry-Material sind, soweit bekannt, keinerlei Verwitterungsspuren auf den Knochenoberflächen erkennbar, die über das Verwitterungsstadium I hinausgehen. Der überwiegende Teil des untersuchten Knochenmaterials stammt aus dem Randbereich des Knochenfeldes. In diesem Bereich ist auch die geringste Schichtmächtigkeit verzeichnet worden. Eine vollständige Bedeckung der Knochen mit Sediment, das eine Verwitterung verhindert hätte, ist daher im Randbereich weniger wahrscheinlich als im Zentralbereich der Fundschicht. Auf Grund der in den meisten Fällen fehlenden Verwitterungsspuren an den Knochen kann gefolgert werden, dass sie der Verwitterung über einen Zeitraum von maximal 3 Jahren ausgesetzt waren. Die Sedimentbedeckung der Knochen durch Niederschläge am Ende der Dürreperiode ist also spätestens ungefähr 3 Jahre nach dem Zeitpunkt erfolgt an dem die Knochen der Verwitterung ausgesetzt wurden (Behrensmeyer 1978, Fiorillo 1994). Der kürzest mögliche Zeitraum zwischen Verwitterungsbeginn und Verwitterungsabschluss liegt aber weit darunter. Nimmt man die deutliche Zerstreung der Skelettelemente als Maß für die Aktivität der Aasfresser, dann sollte man dafür mindestens einen Zeitraum von ein bis drei Monaten annehmen. Hypothetisch wäre eine direkt anschließende Regenperiode denkbar, die eine sedimentäre Bedeckung des Leichenfeldes bewirkt haben könnte.

Zwischen dem Todeszeitpunkt und dem Verwitterungsbeginn der Knochen ist ebenfalls eine gewisse Zeit vergangen. Dieses Intervall ist von der Größe des Kadavers, der Aasfresseraktivität und vieler anderer Faktoren abhängig. Vermutlich hat es nicht viel länger als 1 Jahr gedauert, bis die Kadaver in dem Maße zerfallen waren, dass Verwitterung der Knochen einsetzen konnte. Dies geht zumindest aus der räumlichen Erhaltung eines Teils des Brustkorbs des Teilskelettes B-a4 im Howe Quarry hervor.

Der Einfluss der Mumifizierung ist dabei allerdings nicht berücksichtigt worden. Mumifizierte Haut kann die Verwesungsdauer unter trockenen Bedingungen wesentlich verlängern (Weigelt 1989). Da auch im Howe Quarry zahlreiche mumifizierte Hautreste erhalten wurden, muss auch der Einfluss der Mumifizierung auf die Verwesung der Sauropodenkadaver untersucht werden. Die Hauterhaltung scheint auf einzelne Körperabschnitte beschränkt gewesen zu sein. Weitestgehend vollständig mumifizierte Leichen sind jedoch nicht nachweisbar. Aus diesem Grund kann eine langanhaltende Verzögerung der Verwesung nahezu ausgeschlossen werden.

Schließlich bleibt zu bestimmen, wie lang der Zeitraum zwischen dem Einsetzen der Dürreperiode und dem Massensterben war. Das Paläoklima der Morrison-Formation ist grob vergleichbar mit modernen, durch einen Wechsel zwischen Regen- und Trockenzeit gekennzeichneten terrestrischen Ökosystemen. Als moderne Beispiele werden der Gran Chaco in Südamerika und der Hwange National Park in Zimbabwe angeführt, in dem in der Regel ein halbjährlicher Wechsel zwischen Regen- und Trockenzeit besteht (Neef 1977, Conybeare & Haynes 1984). Man kann also abschätzen, dass das Ausbleiben der Regenperiode frühestens nach einem halben Jahr einen Einfluss auf das Ökosystem hatte.

Um abschließend die Gesamtdauer der Dürrekatastrophe, die zur Bildung des Howe Quarry-Leichenfeldes geführt hat, zu rekonstruieren, muss die Summe der einzelnen, obig gegliederten Zeitabschnitte ermittelt werden. Man kann also von mindestens 18 Monaten zwischen den zwei Regenzeiten ausgehen. Dieses Intervall stellt somit die minimale Dauer der Dürrephase dar. Dabei handelt es sich allerdings um die Summe der kürzesten, auf den taphonomischen Beobachtungen basierenden, rekonstruierten Zeitspannen. Da ein solches Zusammentreffen aller Voraussetzungen relativ unwahrscheinlich ist, wird ein etwas längerer Zeitraum favorisiert.

Die Höchstdauer der Dürrekatastrophe wird im wesentlichen durch den maximalen Verwitterungsgrad der Knochen bestimmt. Unklar ist jedoch wie lange die betroffenen Tiere der Dürrephase trotzen. Als Schätzmaß kann die Körpergröße der Sauropoden dienen. Dabei wird vereinfachend von der Analogie ausgegangen, dass die enorme Größe der Tiere auch eine höhere Anfälligkeit gegenüber Wasser- bzw. Nahrungsmangel bedingt. Sollte diese Annahme zutreffen, dann dürften die Tiere nicht sehr lange gelitten haben. Besonders unter den dicht gedrängten Tieren könnte es relativ schnell zu einer Seuche gekommen sein, welche die geschwächten Individuen innerhalb von schätzungsweise einigen Tagen hätte töten können. Ich vermute daher, dass das Massensterben ca. einen Monat nach Versammlung am Wasserloch einsetzte und innerhalb von ein bis zwei Wochen abgeschlossen war. Die Dauer der Aasfresseraktivität dürfte sich maximal über einen Zeitraum von ca. 6 Monaten erstreckt haben. Danach sollten auch die letzten Nahrungsquellen für Aasfresser an diesem Leichenfeld erschöpft gewesen sein. Die Verwesung dürfte auf Grund der Aasfresseraktivität allerdings nicht

viel länger gedauert haben als die bereits postulierten ca. 12 Monate. Daraus ergibt sich eine Höchstdauer von ca. 5 Jahren. Die Dauer der Dürrekatastrophe wird auf ca. 3 bis 4 Jahre geschätzt, weil eine Kombination aller Faktoren, die zur Höchstdauer der Katastrophe führten, unwahrscheinlich ist. Diese Schätzung liegt allerdings deutlich über dem minimalen Zeitrahmen, der für die Dürrekatastrophe angenommen wird. Andererseits dient die relativ geringe Sterblichkeit adulter Sauropoden sowie anderer Dinosaurier als Hinweis für ein Ausbleiben eines Massensterbens, wie es während der Endphase einer sehr lang anhaltenden Dürrekatastrophe zu erwarten wäre (Shipman 1975, 1981, Varricchio & Horner 1993).

## 8. Ergebnisse

Die Ursachen, die zur Entstehung des Howe Quarry's führten, lassen sich am besten als Folgen einer Dürrekatastrophe erklären. Dabei waren mindestens 3 *Apatosaurus* sp., 3 *Camarasaurus* sp. sowie 8 juvenile und 11 adulte *Barosaurus* sp. betroffen. Die isoliert gefundenen Skelettreste eines *Camptosaurus* sp. und eines nicht näher bestimmten Theropoden werden nicht mit dem Massensterben der Sauropoden in Verbindung gebracht. Vielmehr handelt es sich bei diesen Resten um bereits vor dem Massensterben in das Sediment eingetragene Komponenten. Im Gegensatz dazu werden die zahlreichen isolierten Theropodenzähne als Hinweis für Aasfresseraktivität im Sauropodenleichenfeld gedeutet. Dabei waren Theropoden aller Größenklassen an diesem Leichenfeld aktiv. Sie werden für die beobachtete Disartikulation, Fragmentierung und Fraktionierung selbst größter Sauropodenkadaver verantwortlich gemacht. Es kann nachgewiesen werden, dass die Theropoden bevorzugt im Bereich des Unterleibes und Beckens sowie der Oberschenkel fraßen. Damit folgten sie einem bei aasfressenden Tetrapoden weit verbreiteten Verhaltensmuster (Hungerbühler 1998). Auch in anderen Fundstellen konnte dieses Verhaltensmuster der Theropoden erkannt werden (Borsuk-Bialynicka 1977, Buffetaut & Suteethorn 1989, Hunt et al. 1994). Kleine bis mittelgroße Theropodenzähne sind im Howe Quarry relativ häufig und deuten darauf hin, dass selbst kleine bis mittelgroße Theropoden in der Lage waren große Kadaverreste zu verwerten. Auch dieses Muster konnte in anderen Fundstellen beobachtet werden (z.B. cf. *Liliensternus* sp., Sander 1992, *Deinonychus antirrhopus*, Maxwell & Ostrom 1995). Der Einfluss aasfressender Theropoden ist jedoch nicht immer direkt ersichtlich, weil Bissspuren im Allgemeinen sehr selten sind (Hunt et al. 1994). Es kann nicht ganz ausgeschlossen werden, dass die Seltenheit von Bissspuren am Howe Quarry-Material eine Folge unzureichender Dokumentation darstellt. Dennoch scheint die Seltenheit von Bissspuren am Howe Quarry-Material primär auf das Fressverhalten der Theropoden hinzudeuten. Man kann also annehmen, dass die Howe Quarry-Theropoden beim Fressen sehr vorsichtig waren und somit ihre Zähne vor Beschädigung schützten.

Interessanterweise wurden in den letzten Jahren viele Fundstellen der Morrison Formation als Massensterben in Folge von Dürrekatastrophen interpretiert (z.B. Carpenter 1998, Evanoff & Carpenter 1998, Richmond & Morris 1998, Myers 2004). Obwohl in vielen Fällen noch keine genauere taphonomische Bearbeitung vorliegt zeigt es gleichwohl, dass Dürrekatastrophen in der Morrison-Paläoökologie eine gewisse Rolle spielten. Der Howe Quarry ist eine der nördlichsten Morrison-Fundstellen, deren Entstehung auf eine Dürrekatastrophe zurückgeführt wird. Daher sind selbst im klimatisch etwas gemäßigteren Norden der Morrison-Landschaft, wo Flüsse meist ganzjährig Wasser führten und sich sogar Kohlelagerstätten bilden konnten, extreme Dürren vorgekommen. Die Taphonomie des Howe Quarry's ist dennoch in vielen Details einzigartig. Die Erhaltung von mumifizierten Hautresten und fossilisierte Mageninhalte sowie die relative Häufigkeit von sonst eher selten überlieferten Skelettresten zusammen mit einem relativ hohen Anteil juveniler Individuen an der Population steht scheinbar im Widerspruch zur sonst eher mäßig vollständigen Erhaltung der Teilskelette. Eine ähnliche Kombination taphonomischer Befunde ist bisher von keiner anderen Fundstelle bekannt.

Die Frage, ob die Howe Quarry-Sauropoden eine Herde repräsentieren kann nicht beantwortet werden. Es gibt keine Hinweise, die eine solche Interpretation stützen. Der relativ hohe Anteil juveniler Sauropoden spricht eher gegen eine Herde, die im Normalfall eine deutlich größere Dominanz adulter Individuen zeigen müsste. Obwohl *Barosaurus* sp. zahlenmäßig vorherrscht, spricht auch die Anwesenheit von *Apatosaurus* sp. und *Camarasaurus* sp. eher gegen eine Herde. Schließlich enthält auch die favorisierte Entstehungshypothese Schlussfolgerungen, die eine Identifizierung einer Herde ausschließen. Selbst wenn sich im Howe Quarry-Wasserloch eine Sauropodenherde versammelt haben sollte, so wären doch alle Hinweise auf eine Herde, wie es zum Beispiel eine Sozialstruktur darstellen würde, durch den Einfluss der Dürre vollkommen überprägt worden. Das einzige Sozialverhalten der Howe Quarry-Sauropoden war inter- und intraspezifischer Konkurrenzkampf, der nicht unbedingt auf Herdentiere beschränkt ist. All dies schließt jedoch nicht die Möglichkeit aus, dass zumindest einige der Sauropoden zum Zeitpunkt ihrer Ankunft am Wasserloch Teil einer Herde waren. Im Allgemeinen wird empfohlen nur dann eine Interpretation einer Population fossiler Tetrapoden als Herde in Betracht zu ziehen, wenn ausgeschlossen werden kann, dass keine äußeren Einflüsse zur Bildung einer herdenähnlichen Gruppe führten.

## 9. Danksagung

Es war mir eine Ehre und eine große Freude die Taphonomie des Howe Quarry's bearbeiten zu dürfen. Mein uneingeschränkter Dank für die Überlassung des Studiums dieser faszinierenden Fundstelle gebührt daher meinem Betreuer PD Dr. M. P. Sander (Inst. f. Paläontologie, Universität Bonn). Natürlich gilt dies auch Herrn H.-J. Siber, der mit seinem zuvorkommenden Engagement sehr viel zum Erfolg der vorliegenden Arbeit beigetragen hat. Desgleichen gilt auch für die freundlichen Mitarbeiter des SMA, die sich während meiner Forschungen um technische Unterstützung jeglicher Art bemühten. Insbesondere möchte ich mich bei Frau E. Premru und Herrn H.-J. Siber für ihre Erlaubnis die SMA-Fundkarten sowie die Karte der Howe Ranch zu benutzen und bei Herrn Dr. B. Pabst für die Überlassung von Howe Quarry-Schichtmächtigkeits-Messungen freundlichst bedanken. Herr em. Prof. A. Siehl (Inst. f. Geologie, Universität Bonn) stellte sich freundlicherweise als zweiter Gutachter zur Verfügung. Meinen besonderen Dank für ihre stets geduldige Unterstützung haben sich auch Frau Dr. C. Gee sowie die Herren Prof. Dr. W. von Koenigswald, em. Prof. J. S. McIntosh, Dr. B. Pabst und Dr. D. Chure verdient. Für konstruktive Kritik und ausgedehnte Diskussionen danke ich weiterhin den Herren Prof. Dr. G. Johnson, Dr. R. T. Bakker, B. Curtice, R. Willhite, R. Kindliman, J. Ayer, PD Dr. U. Pfretschner, Dr. T. Mörs, Dr. A. Fiorillo und S. Sachs. Für wertvolle Informationen zur Taphonomie neuerer Morrison-Fundstellen danke ich den Herren B. Pohl, U. Leonhardt und Dr. R. T. Bakker. Zugang zu Vergleichssammlungen wurde mir freundlicherweise von Frau Dr. M. A. Turner (YPM) und den Herren Dr. S. Berman (CMNH), Dr. M. Norell (AMNH), Mrs. C. Holton (AMNH), Prof. Dr. E. S. Gaffney (AMNH) und Dr. I. Logan (DMNH). Während meiner Geländearbeiten 1996 gewährte mir Herr J. McGough freundlicherweise logistische Unterstützung. Fototechnische Unterstützung der besonderen Art ist mir durch Herren G. Oleschinski (Inst. f. Paläontologie, Universität Bonn) gewährt worden. Sie wird ebenso dankbar in meiner Erinnerung bleiben wie auch die technische Hilfestellung, die mir Frau D. Kranz (Inst. f. Paläontologie, Universität Bonn) bei der Anfertigung der Abbildungen leistete. Bei der REM-Analyse der Hautprobe half mir in dankenswerter Weise Frau Dr. D. Kalthoff (Inst. f. Paläontologie, Universität Bonn). Herrn A. Concellon danke ich für seine Unterstützung bei der Publikation meiner Dissertation. Für finanzielle Unterstützung und regem Interesse am Fortgang des Projektes Nr. 7407 sei mein Dank an die Adresse der Deutschen Forschungsgemeinschaft gerichtet. Für weitere finanzielle Zuschüsse möchte ich mich nicht zuletzt auch bei meinen Eltern herzlichst bedanken. Schließlich richte ich meinen Dank an die Inhaber der Fossilrechte sowie der Grundstückseigentümer für ihre Erlaubnis meine Geländestudien auf der Howe Ranch durchführen zu dürfen.

## 10. Literatur

- Abel, O. (1922): Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit.- Gustav Fischer, Jena: 643 S.
- Ayer, J. (1999): Un os, deux os, dinos... Les dinosaures, histoire d'un gisement au Wyoming.- Muséum d'histoire naturelle Neuchâtel: 96 S.
- Bakker, R. T. (1968): The superiority of dinosaurs.- *Discovery* 3: 11-22.
- Behrensmeyer, A. K. (1978): Taphonomic and ecological information from bone weathering.- *Paleobiol.* 4: 150-162.
- Behrensmeyer, A. K. (1981): Vertebrate paleoecology in a recent East African ecosystem.- in Gray, J., Boucot, A. J. & Berry, W. B. N. (Hrsg.): *Communities of the past*.- Hutchinson Ross Publishing Company, Stroudsburg: 591-615.
- Behrensmeyer, A. K. (1991): Terrestrial Vertebrate Accumulations.- in Allison, A. & Briggs, D. E. (Hrsg.): *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*.- Volume 9 of *Topics in Geobiology*, Plenum Press, New York: 291-335.
- Bird, R. T. (1985): *Bones for Barnum Brown: Adventures of a dinosaur hunter*.- Texas Christian Univ. Press, Fort Worth: 225 S.
- Blackstone, D. L., Jr. (1988): Traveller's guide to the geology of Wyoming.- *Geol. Surv. of Wyoming Bull.* 67: 130 S.
- Borsuk-Bialynicka, M. (1977): A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia.- *Pal. Pol.* 37: 1-64.
- Braun, A. & Pfeiffer, T. (2002): Cyanobacterial blooms as the cause of a Pleistocene large mammal assemblage.- *Paleobiol.* 28: 138-153.
- Brinkmann, W. & Siber, H.-J. (1992): Dinosaurier in Aathal.- *Siber & Siber, Aathal*: 37 S.
- Breithaupt, B. H. (1997): Howe Quarry.- in: Currie, P. J. & Padian, K. (Hrsg.): *Encyclopedia of dinosaurs*.- Academic Press, San Diego: 355-356.
- Breithaupt, B. H., Fox, M., Fraser, N. C., Matthews, N. A. & Wilborn, B. (2000): A new dinosaur bonebed in the Morrison Formation of Bighorn County, Wyoming.- *J. Vert. Pal.* 20 (Suppl.): 31A.
- Brown, B. (1935): Sinclair dinosaur expedition, 1934.- *Natural History* 36: 3-13.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. (1989): A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand: remarks on the taphonomy and palaeoecological significance of such associations.- *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.* 73: 77-83.

- Carpenter, K. (1997): Morrison Formation.- in: Currie, P. J. & Padian, K. (Hrsg.): Encyclopedia of dinosaurs.- Academic Press, San Diego: S. 451.
- Carpenter, K. (1998): Armor of *Stegosaurus stenops*, and the taphonomic history of a new specimen from Garden Park, Colorado.- Mod. Geol. 23: 127-144.
- Chure, D., Turner, C. & Peterson, F. (1994): An embryo of *Camptosaurus* from the Morrison Formation (Jurassic, Middle Tithonian) in Dinosaur National Monument, Utah.- in: Carpenter, K., Hirsch, K. F. & Horner, J. R. (Hrsg.): Dinosaur eggs and babies.- Cambridge University Press, Cambridge: 298-311.
- Claessens, L. P. A. M. (2004): Dinosaur gastralia : origin, morphology, and function.- J. Vert. Pal. 24: 89-106.
- Cohen, A. D. & Spackman, W. (1977): Phytogenic organic sediments and sedimentary environments in the Everglades mangrove complex. Part II: The origin, description, and classification of the peats of southern Florida.- Palaeontographica B 16: 71-114.
- Conybeare, A. & Haynes, G. (1984): Observations on elephant mortality and bones in water holes.- Quaternary Research 22: 189-200.
- Cross, W. (1894): Pike's Peak, Colorado, quadrangle.- U.S. Geol. Surv. Geol. Atlas, Folio 7: 1-5.
- Currie, B. S. (1997): Sequence stratigraphy of nonmarine Jurassic-Cretaceous rocks, central Cordilleran foreland-basin system.- Geol. Soc. of Amer. Bull. 109: 1206-1222.
- Currie, B. S. (1998): Upper Jurassic-Lower Cretaceous Morrison and Cedar Mountain formations, NE Utah-NW Colorado: relationships between nonmarine deposition and early Cordilleran foreland-basin development.- J. Sed. Reas. 68: 632-652.
- Curtice, B. D. & Wilhite, D. R. (1996): A re-evaluation of the Dry Mesa Dinosaur Quarry sauropod fauna with a description of juvenile sauropod elements.- in: Huffman, A. C., Jr., Lund, W. R. & Godwin, L. H. (Hrsg.): Geology and resources of the Paradox Basin.- Utah Geol. Assoc. Guidebook 25: 325-338.
- Cypert, E. (1972): Plant succession on burned areas in the Okefenokee Swamp following the fires of 1954 and 1955.- Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf. Proc. 12: 199-217.
- Czerkas, S. A. (1992): Discovery of dermal spines reveals a new look for sauropod dinosaurs.- Geology 20: 1068-1070.
- Czerkas, S. A. (1994): The history and interpretation of sauropod skin impressions.- GAIA 10: 173-182.
- Czerkas, S. J. & Czerkas, S. A. (1990): Dinosaurs a global view.- Dragon's World Ltd, Surrey: 247 S.
- Demko, T. M. & Parrish, J. T. (1998): Paleoclimatic setting of the Upper Jurassic Morrison Formation.- Modern Geology 22: 283-296.
- Demko, T. M., Currie, B. S. & Nicoll, K. A. (2004): Regional paleoclimatic and stratigraphic implications of paleosols and fluvial/overbank architecture in the Morrison Formation (Upper Jurassic), Western Interior, USA.- Sedimentary Geology 167: 115-136.
- Dodson, P. (1990): Sauropod paleoecology.- in: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Hrsg.): The Dinosauria; University of California Press, Berkeley: 402-407.
- Dodson, P. (1991): Lifestyles of the huge and famous.- Nat. Hist. 100: 30-34.
- Dodson, P., Behrensmeyer, A. K., Bakker, R. T. & McIntosh, J. S. (1980a): Taphonomy and paleoecology of the dinosaur beds of the Jurassic Morrison Formation.- Paleobiol. 6 (2): 208-232.
- Dodson, P., Behrensmeyer, A. K. & Bakker, R. T. (1980b): Taphonomy of the Morrison Formation (Kimmeridgian-Portlandian) and Cloverly Formation (Aptian-Albian) of the western United States.- Mém. Soc. géol. Fr., N. S. 139: 87-93.
- Dunagan, S. P. & Turner, C. E. (2004): Regional paleohydrologic and paleoclimatic settings of wetland/lacustrine depositional systems in the Morrison Formation (Upper Jurassic), Western Interior, USA.- Sedimentary Geology 167: 269-296.
- Engelmann, G. F., Chure, D. J. & Fiorillo, A. R. (2004): The implications of a dry climate for the paleoecology of the Upper Jurassic Morrison Formation.- Sedimentary Geology 167: 297-308.
- Erickson, G. M. & Olson, K. H. (1996): Bite marks attributable to *Tyrannosaurus rex*.- J. Vert. Pal. 16: 175-178.
- Evanoff, E. & Carpenter, K. (1998): History, sedimentology, and taphonomy of Felch Quarry 1 and associated sandbodies, Morrison Formation, Garden Park, Colorado.- Mod. Geol. 22: 145-169.
- Farlow, J. O. (1987): Lower Cretaceous dinosaur tracks, Paluxy River Valley, Texas.- South Central Sect. Geol. Soc. Am., Baylor Univ.: 1-50.
- Farlow, J. O. (1992): Sauropod tracks and trackmakers: integrating the ichnological and skeletal records.- Zúbia 10: 89-138.
- Farlow, J. O. & Brett-Surman, M. K. (1997): The complete dinosaur.- Indiana University Press, Bloomington: 754 S.
- Filla, J. B. & Redman, P. D. (1994): *Apatosaurus yahnahpin*: A preliminary description of a new species of diplodocid dinosaur from the Late Jurassic Morrison Formation of southern Wyoming, the first sauropod dinosaur found with a complete set of „belly ribs“.- in: Nelson, G. E. (Hrsg.): Wyoming Geological Association, 44th Field Conference, Guidebook: 159-178.

- Fiorillo, A. R. (1991a): Taphonomy and depositional setting of Careless Creek Quarry (Judith River Formation), Whiteland County, Montana, USA- *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.* 81: 281-311.
- Fiorillo, A. R. (1991b): Prey utilization by predatory dinosaurs.- *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.* 88: 157-166.
- Fiorillo, A. R. (1994): Time resolution at Carnegie Quarry (Morrison Formation: Dinosaur National Monument, Utah): implications for dinosaur paleoecology.- *Contributions to Geology, University of Wyoming* 30 (2): 149-156.
- Fiorillo, A. R. (1998): Bone modification features on sauropod remains (Dinosauria) from the Freezout Hills Quarry N (Morrison Formation) of southeastern Wyoming and their contribution to fine-scale paleoenvironmental interpretation.- *Mod. Geol.* 23: 111-126.
- Fiorillo, A. R. & May, C. A. (1996): Preliminary report on the taphonomy and depositional setting of a new dinosaur locality in the Morrison Formation (Brushy Basin Member) of Curecanti National Recreation Area, Colorado.- in Morales, M. (Hrsg.): *The Continental Jurassic.- Museum of Northern Arizona Bulletin* 60: 555-561.
- Fiorillo, A. R. & McCarty, D. K. (1996): Paleopedological evidence for a humid paleoenvironment in the lower part of the Brushy Basin Member, Morrison Formation, of Curecanti National Recreation Area, Colorado.- in Morales, M. (Hrsg.): *The Continental Jurassic.- Museum of Northern Arizona Bulletin* 60: 575-580.
- Foster, J. R. (1996): Sauropod dinosaurs of the Morrison Formation (Upper Jurassic), Black Hills, South Dakota and Wyoming.- *Contributions to Geology, University of Wyoming* 31 (1): 1-25.
- Freeth, S. J. & Kay, R. L. F. (1987): The Lake Nyos gas disaster.- *Nature* 325: 104-105.
- Gibson, D. W. (1985): Stratigraphy, sedimentology and depositional environments of the coal-bearing Jurassic-Cretaceous Kootenay-Group, Alberta and British Columbia.- *Bulletin Geological Survey of Canada* 357: 108 S.
- Harris, J. D & Dodson, P. (2004): A new diplodocid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA.- *Pal. Pol.* 49 (2): 197-210.
- Hasiotis, S. T. (2004) : Reconnaissance of Upper Jurassic Morrison Formation ichnofossils, Rocky Mountain Region, USA : paleoenvironmental, stratigraphic, and paleoclimatic significance of terrestrial and freshwater ichnocoenoses.- *Sedimentary Geology* 167: 177-268.
- Henshaw, J. (1972): Notes on conflict between elephants and some bovids and on other inter-specific contacts in Yankari Game Reserve, N.E. Nigeria.- *East African Wildlife Journal* 10: 151-153.
- Hillman, J. C. & Hillman, A. K. K. (1977): Mortality of wildlife in Nairobi National Park, during the drought of 1973-1974.- *East African Wildlife Journal* 15: 1-18.
- Hungerbühler, A. (1998): Taphonomy of the prosauropod dinosaur *Sellosaurus*, and its implications for carnivore faunas and feeding habits in the Late Triassic.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 143: 1-29.
- Hunt, A. P., Meyer, C. A., Lockley, M. G. & Lucas, S. G. (1994): Archaeology, toothmarks and sauropod dinosaur taphonomy.- *GAIA* 10: 225-231.
- Imlay, R. W. (1952): Correlation of the Jurassic Formations of North America, exclusive of Canada.- *Geol. Soc. Amer. Bull.* 63: 952-992.
- Imlay, R. W. (1980): Jurassic Paleobiogeography of the conterminous United States in its continental setting.- *Geological Survey Professional Paper* 1062: 133 S.
- Keller, T. (1973): *Diplodocus* - Fossil und Leiche.- *Natur u. Museum* 103 (9): 320-333.
- Kirkland, J. I. (1987): Upper Jurassic and Cretaceous lungfish toothplates from the Western Interior, the last dipnoan faunas of North America.- *Hunteria* 2 (2): 1-16.
- Kirkland, J. I. (1998): Morrison fishes.- *Mod. Geol.* 22: 503-533.
- Kling, G. W., Clark, M. A., Compton, H. R., Devine, J. D., Evans, W. C., Humphrey, A. M., Koenigsberg, E. J., Lockwood, J. P., Tuttle, M. L. & Wagner, G. N. (1987): The 1986 Lake Nyos gas disaster in Cameroon, West Africa.- *Science* 236: 169-175.
- Koenigswald, W. von, Braun, A. & Pfeiffer, T. (2004): A new taphonomic model for the Eocene Messel lake.- *Pal. Z.* 78: 417-424.
- Kowallis, B. J., Christiansen, E. H., Deino, A. L., Peterson, F., Turner, C. E., Kunk, M. J. & Obradovich, J. D. (1998): The age of the Morrison Formation.- *Mod. Geol.* 22: 235-260.
- Leonardi, G. (1984): Le impronte fossili de dinosauri.- in: Bonaparte, J. F., Colbert, E. H., Currie, P. J., de Riquelès, A., Kielan-Jaworowska, Z., Leonardi, G., Morello, N. & Taquet, P. (Hrsg.): *Sulle orme dei dinosauri.- Erizzo Editrice, Venedig*: 165-186.
- Litwin, R. J., Turner, C. E. & Peterson, F. (1998): Palynological evidence on the age of the Morrison Formation, Western Interior U.S.- *Mod. Geol.* 22: 297-320.
- Lockley, M. G. (1987): Dinosaur trackways.- in: Czerkas, S. J. & Olsen, E. C. (Hrsg.): *Dinosaurs past and present.- Natural History Museum of Los Angeles County, Univ. of Washington Press, Seattle*: 80-95.
- Lockley, M. G. (1991a): *Tracking dinosaurs: A new look at an ancient world.- Cambridge Univ. Press, Cambridge*: 238 S.

- Lockley, M. G. (1991b): The dinosaur footprint renaissance. *Mod. Geol.* 16: 139-160.
- Lockley, M. G. (1995): Track records.- *Nat. Hist.* 104: 45-60.
- Lockley, M. G. (1997): The paleoecological and paleoenvironmental utility of dinosaur tracks.- in: Farlow, J. O. & Brett-Surman, M. K. (Hrsg.): *The complete dinosaur*; Indiana University Press, Bloomington: 554-578.
- Lockley, M. G. & Hunt, A. P. (1995): *Dinosaur tracks and other fossil footprints from the western United States*.- Columbia Univ. Press, New York: 338 S.
- Lockley, M. G., Houck, K. J. & Prince, N. K. (1986): North America's largest dinosaur trackway site: implications for Morrison paleoecology.- *Geol. Soc. Amer. Bull.* 97: 163-176.
- Lockley, M. G., Meyer, C. A. & dos Santos, V. F. (1994): Trackway evidence for a herd of juvenile Sauropods from the Late Jurassic of Portugal.- *GAIA* 10: 27-35.
- Lockley, M. G., Meyer, C., Siber, H.-J. & Pabst, B. (1998): Theropod tracks from the Howe Quarry, Morrison Formation, Wyoming.- *Mod. Geol.* 22: 309-316.
- Love, J. D. & Christiansen, A. C. (1985): Geologic map of Wyoming.- *The Geol. Surv. of Wyoming.*
- Lull, R. S. (1919): The sauropod dinosaur *Barosaurus* Marsh.- *Mem. Conn. Acad. Arts Sci.* 6: 1-42.
- Maxwell, W. D. & Ostrom, J. H. (1995): Taphonomy and paleobiological implications of *Tenontosaurus-Deinonychus* associations.- *J. Vert. Pal.* 15 : 707-712.
- McIntosh, J. S. (1990): Species determination in sauropod dinosaurs.- in: Carpenter, K. & Currie, P. J. (Hrsg.): *Dinosaur systematics*; Cambridge University Press, Cambridge: 53-69.
- McIntosh, J. S., Brett-Surman, M. K. & Farlow, J. O. (1997): Sauropods.- in: Farlow, J. O. & Brett-Surman, M. K. (Hrsg.): *The complete dinosaur*; Indiana University Press, Bloomington: 264-290.
- Moberly, R. Jr. (1960): Morrison, Cloverly and Sykes Mountain Formations, northern Bighorn Basin, Wyoming and Montana.- *Geol. Soc. Amer. Bull.* 71: 1137-1170.
- Mook, C. C. (1915): Origin and distribution of the Morrison Formation.- *Geol. Soc. Amer. Bull.* 26: 315-322.
- Mook, C. C. (1916): Study of the Morrison Formation.- *Ann. New York Acad. Sci.* 27: 39-191.
- Mook, C. C. (1918): The habitat of the sauropod dinosaurs.- *J. Geol.* 26: 459-470.
- Myers, T. (2004): Evidence for age segregation in a herd of diplodocid sauropods.- *J. Vert. Pal.* 24 (Supl.): 97A.
- Neef, E. (1977): Südamerika.- in: Neef, E. (Hrsg.): *Das Gesicht der Erde*.- Taschenbuch der physischen Geografie; Verlag Harri Deutsch, Thun und Frankfurt a. M.: 908 S.
- Noggle-Perrin, K. (1989): Geologic map of the Leavitt Reservoir Quadrangle, Wyoming.- *Geol. Surv. Wyoming map series* 29.
- Ostrom, J. H. (1985): Social and unsocial behaviour in dinosaurs.- *Bull. Field Mus. Nat. Hist.* 55: 10-21.
- Parrish, J. T., Peterson, F. & Turner, C. E. (2004): Jurassic "savannah"-plant taphonomy and climate of the Morrison Formation (Upper Jurassic, Western USA).- *Sedimentary Geology* 167: 137-162.
- Peterson, J. A. (1988): Phanerozoic stratigraphy of the northern Rocky Mountain region.- in: Sloss, L. L. (Hrsg.): *Sedimentary cover - North American craton*; U.S. Geol. Soc. Amer., Boulder: *The geology of North America*, Vol. 2: 83-107.
- Richmond, D. R. & Morris, T. H. (1998): Stratigraphy and cataclysmic deposition of the Dry Mesa Dinosaur Quarry, Mesa County, Colorado.- *Mod. Geol.* 22: 121-143.
- Sander, P. M. (1987): Taphonomy of the Lower Permian Geraldine Bonebed in Archer County, Texas.- *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.* 61: 221-236.
- Sander, P. M. (1989): Early Permian depositional environments and pond bonebeds in central Archer County, Texas.- *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.* 69: 1-21.
- Sander, P. M. (1992): The Norian *Plateosaurus* bonebeds of central Europe and their taphonomy.- *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.* 93:255-299.
- Sander, P. M. (1998): Growth strategies of the Tendaguru sauropods: a paleohistological perspective.- *J. Vert. Pal.* 18 (Suppl.): 74A.
- Sander, P. M. (1999): Life history of Tendaguru sauropods as inferred from long bone histology.- *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe* 2: 103-112.
- Sander, P. M. (2000): Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology.- *Paleobiol.* 26: 466-488.
- Sander, P. M. & Gee, C. T. (1990): Fossil charcoal: techniques and applications.- *Rev. Paleobot. Palynol.* 63: 269-279.
- Sanford, Jr., R. L., Saldarriaga, J., Clark, K. E., Uhl, C. & Herrera, R. (1985): Amazon rain-forest fires.- *Science* 227: 53-55.
- Seebacher, F. (2001): A new method to calculate allometric length-mass relationships of dinosaurs.- *J. Vert. Pal.* 21: 51-60.
- Schudack, M. E., Turner, C. E. & Peterson, F. (1998): Biostratigraphy, paleoecology and biogeography of charophytes and ostracodes from the Upper Jurassic Morrison Formation, Western Interior, USA.- *Mod. Geol.* 22: 379-414.

- Schwartz, H. L. & Gillette, D. D. (1994): Geology and taphonomy of the *Coelophysis* quarry, Upper triassic Chinle Formation, Ghost Ranch, New Mexico.- J. Paleont. 68 (5): 1118-1130.
- Shipman, P. (1975): Implications of drought for vertebrate fossil assemblages.- Nature 257: 667-668.
- Shipman, P. (1981): Life history of a fossil: an introduction to taphonomy and paleoecology.- Harvard Univ. Press, Cambridge: 222 S.
- Stager, C. (1987): Silent death from Cameroon's killer lake.- Nat. Geogr. 172: 404-420.
- Swierce, J. E. & Johnson, G. D. (1996): A local chronostratigraphy for the Morrison Formation, northeastern Bighorn Basin, Wyoming.- Wyoming Geol. Assoc. Guidebook 47: 315-327.
- Turner, C. E. & Peterson, F. (1999): Biostratigraphy of dinosaurs in the Upper Jurassic Morrison Formation of the Western Interior, U.S.A.- Vertebrate Paleontology in Utah, Utah Geological Survey, Miscellaneous Publication 99-1: 77-114.
- Varricchio, D. J. (1995): Taphonomy of Jack's Birthday Site, a diverse dinosaur bonebed from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana.- Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol. 114: 297-323.
- Varricchio, D. J. & Horner, J. R. (1993): Hadrosaurid and lambeosaurid bone beds from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana: taphonomic and biologic implications.- Can. J. Earth. Sci. 30: 997-1006.
- Voorhies, M. R. (1969): Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene fauna, Knox County, Nebraska.- Contributions to Geology, University of Wyoming Special Paper No. 1: 69 S.
- Weigelt, J. (1989): Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications.- University of Chicago Press, Chicago: 188 S.
- Wiman, C. (1913): Über die paläontologische Bedeutung des Massensterbens unter den Tieren.- Pal. Z. 1: 145-154.