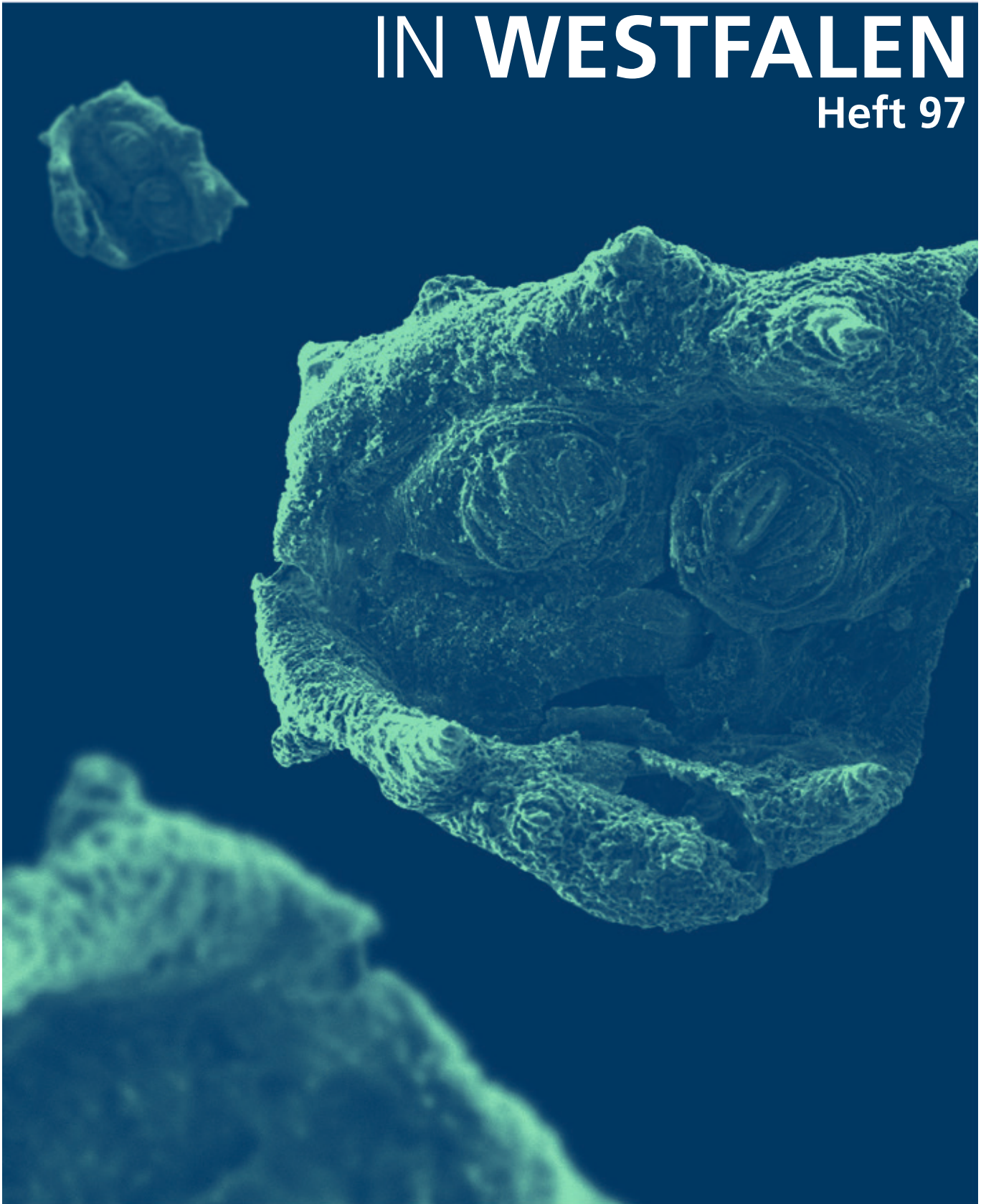


GEOLOGIE UND PALÄONTOLOGIE IN WESTFALEN

Heft 97



LWL-Museum für Naturkunde
Westfälisches Landesmuseum mit Planetarium

LWL
Für die Menschen.
Für Westfalen-Lippe.

Folgende Hinweise sind zu beachten, wenn Sie ein Manuskript bei *Geologie und Paläontologie in Westfalen* einreichen wollen.

Geologie und Paläontologie in Westfalen berücksichtigt alle Manuskripte unter der Voraussetzung, dass

- das Manuskript Ihr eigenständiges Werk ist und keine Kopie einer anderen, zuvor publizierten Arbeit darstellt, einschließlich Ihrer eigenen bereits publizierten Werke.
- das Manuskript ausschließlich zu *Geologie und Paläontologie in Westfalen* eingereicht wurde; es darf nicht an anderer Stelle eingereicht, in Begutachtung oder zur Veröffentlichung angenommen sein;
- das Manuskript keine missbräuchlichen, verleumderischen, beleidigenden, obszönen, betrügerischen oder illegalen Äußerungen und Inhalte umfasst.

Vorbereitung des Manuskriptes

1. Allgemeine Richtlinien

Geologie und Paläontologie in Westfalen publiziert Forschungsarbeiten ausschließlich als Originalartikel. Artikel sollten vorzugsweise Themen und/oder Material aus Westfalen-Lippe oder angrenzende Regionen behandeln. Die bevorzugte Sprache für Manuskripte ist Deutsch; es werden auch englische Manuskripte akzeptiert, wobei die Rechtschreibung und Interpunktion des britischen Englisch bevorzugt wird.

Manuskripte sollten in der folgenden Reihenfolge zusammengestellt sein: Titelblatt; Kurzfassung; Schlüsselwörter; Haupttext; Danksagung; Literaturverzeichnis; Anhang (soweit vorhanden); Tabelle(n) mit Beschriftung(en) (auf separaten Seiten); Abbildungsbeschriftung(en) (in Form einer Liste). Kurzfassungen sind für alle eingereichten Manuskripte erforderlich; Manuskripte auf Deutsch erfordern eine zusätzliche, englische Kurzfassung; für englische Manuskripte ist eine zusätzliche deutsche Kurzfassung obligatorisch. Auf Wunsch der Autoren bietet die Redaktion Unterstützung bei der Übersetzung der Kurzfassung an oder übernimmt diese komplett. Jedes Manuskript sollte 3 bis 6 Schlüsselwörter haben.

Abschnittsüberschriften sollten knapp und präzise formuliert sein.

Alle Autoren eines Manuskriptes sollten ihren vollen Namen, ihre Institutszugehörigkeit, Anschrift und E-Mail-Adresse auf dem Titelblatt des Manuskriptes angeben. Ein Autor sollte als korrespondierender Autor kenntlich gemacht werden. Bitte geben Sie das Institut an, an dem die Forschung durchgeführt wurde.

Bitte beachten Sie, dass die E-Mail-Adresse des korrespondierenden Autors in der Regel in der PDF- und in der Online-Version des Artikels veröffentlicht wird.

Der korrespondierende Autor muss von allen Mitverfassern autorisiert sein, diese in allen Angelegenheiten betreffend die Publikation des Manuskriptes zu vertreten.

Bitte geben Sie in der Danksagung in folgender Form Auskunft über alle Details bezüglich jeglicher Institutionen, Gesellschaften, o.ä., welche an Finanzierung, Förderung oder Bezuschussung der Forschung beteiligt waren: „Diese Arbeit wurde unterstützt durch [Leistungsträger 1] unter dem Kennzeichen [Nummer] und [Leistungsträger 2] unter der Kennziffer [Nummer].“

Autoren müssen sich an SI-Einheiten halten.

Bei Verwendung eines Wortes, welches als Schutzmarke eingetragen ist oder sein wird, müssen die Autoren das Symbol ® oder ™ verwenden.

2. Stilistische Richtlinien

Haupttext

Organisation des Artikels: Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Schlussfolgerung, Danksagung, Literaturverzeichnis. Der gesamte Text sollte so formatiert sein, wie er in dem endgültigen Druck erscheinen soll (kursiv zu druckender Text sollte *kursiv* und fett zu druckender Text **fett** sein).

Schreibweise: Alle Zahlen von eins bis einschließlich zwölf, alle Zahlen, welche den Beginn eines Satzes darstellen, alle Gattungsnamen, welche den Beginn eines Satzes darstellen, alle Gattungsnamen, welche zum ersten Mal in einem Absatz erwähnt werden und Himmelsrichtungen (z.B. Nord-Ost, nicht NO) sollten ausgeschrieben werden.

Bindestriche (-) sollten bei der Angabe von Größen, Messwerten, Seitenzahlen, geologischen Stufen, Jahren, Abbildungsverweisen, etc., verwendet werden (z.B. 4–7 µm, S. 56–59, triassisch-jurassisch, 1959–1963, Abbildung 3A–C etc.).

Abkürzungen und Symbole sollten mit denen in *Biological Abstracts* übereinstimmen. Es sollten durchgängig SI-Einheiten (Système International d'Unités) verwendet werden (siehe <http://physics.nist.gov/cuu/Units/index.html>)

Die Autoren von Arten sollten bei der ersten Nennung des Artnamens im Text vollständig angegeben werden; Autoren von Taxa oberhalb des Artranges können in dem systematischen Abschnitt angegeben werden.

Wissenschaftliche Namen von Gattungen und Taxa untergeordneten Ranges müssen *kursiv* geschrieben werden. Für wissenschaftliche Namen von Gattungen und Arten sollten folgende Datenbanken berücksichtigt werden: für Tiere der AnimalBase Index (siehe <http://www.animalbase.org/>); für Pflanzen der International Plant Names Index (siehe <http://ipni.org/>) und für fossile Pflanzen der International Fossil Plant Index (siehe <http://fossilplants.info/>).

Überschriften

Drei Kategorien von Überschriften sind verfügbar. Bitte beachten Sie folgende Formatierung:

1. **Ergebnisse**
2. *Beschreibung des Schädels*
3. Zahnformel: Diese Überschrift geht in derselben Zeile in den fortlaufenden Text über (wie in diesem Beispiel).

Titel

Der Titel sollte präzise und informativ sein und nicht länger als 150 Zeichen, inkl. Leerzeichen, sein.

Namen der Autoren und Institutszugehörigkeiten

Unterhalb des Titels werden die vollständigen Namen und Adressen der Autoren angegeben. Eine E-Mail-Adresse ist nur vom korrespondierenden Autor notwendig.

Kurzfassung und Schlüsselwörter

Kurzfassung: Eine Kurzfassung, nicht länger als 250 Wörter, sollte direkt nach den Adressen der Autoren folgen. Die Kurzfassung sollte klar und präzise formuliert sein und die Forschungsergebnisse wiedergeben. Sie sollte keine Zusammenfassung des Artikels sein. Sollte der Artikel neue Taxa beschreiben, so sollten diese auch in der Kurzfassung enthalten sein.

Schlüsselwörter: 3 bis 6 Schlüsselwörter sind für jedes Manuskript erforderlich.

Einleitung

Dieser Abschnitt sollte kurz und aussagekräftig dem Leser ausreichend aktuelle Hintergrundinformation über die in dem Artikel behandelten Themen bieten. Dieser Abschnitt enthält keine Ergebnisse.

Material und Methoden

Dieser Abschnitt sollte detailliert das Material und die Methoden die in der Studie verwendet werden beschreiben, so dass diese reproduziert werden kann. Beschreiben Sie hier auch den **geologischen Hintergrund**. Dieser Abschnitt enthält keine Ergebnisse.

Ergebnisse

Daten und Beobachtungen, welche die Grundlage für die darauffolgende Diskussion bilden, sollten in diesem Abschnitt behandelt werden. Vermeiden Sie Ausdrücke wie „Tabelle 1 zeigt ...“ oder „... wie in Abbildung 1 dargestellt“. Zulässig ist eine Aussage oder ein Satz, gefolgt von dem re-

levanten Bezug auf Tabellen oder Abbildungen in Klammern. Bitte beachten Sie, dass Abbildungen, Tafeln und Tabellen abgekürzt werden (Abb. 1a, Taf. 1A, Tab. 1, Appendix 1).

Diskussion

Dieser Abschnitt sollte eine Interpretation der Ergebnisse beinhalten, zusätzlichen Primärdaten oder -ergebnisse werden hier nicht beschrieben.

Schlussfolgerung

Bitte fügen Sie eine separate Schlussfolgerung bei, welche die Bedeutung der Arbeit und der Ergebnisse herausstellt.

Danksagungen

Wenn Sie Einzelpersonen danken möchten, geben Sie immer Institutszugehörigkeit, Stadt und Land an; vermeiden Sie akademische Titel.

Literaturnachweise im Text

Literaturverweise im Fließtext sollten wie folgt zitiert werden: Müller (2008) oder (Müller 2008); soll auf einen bestimmten Textabschnitt oder eine spezifische Abbildung verwiesen werden (Zitat), so gilt „Bewegungsrichtung des Unterkiefers (Crompton 1971, Abb. 1e)“ oder „... kein gültiger veröffentlichter Grund zum Ausschluss der Humeri und Kieferfragmente (Hutchison 1974, S. 223)“. Bei Literaturverweisen mit zwei Autoren werden die Namen mit einem & verbunden; Quellenangaben mit drei oder mehr Autoren sollten gekürzt werden: Erstautor et al. (1968).

Beachten Sie, dass die Autoren **nicht** durch ein Komma von der Jahresangabe getrennt werden, und dass die Literaturnachweise in chronologischer Reihenfolge erscheinen sollten. Sollten Sie mehrere Fachartikel zitieren, trennen Sie die einzelnen Artikel durch ein Semikolon (z.B. Cantrill 1995, 1996; Schulte et al. 2002a; Meyer & Bertrand 2004; Poole et al. 2005).

Autoren von Taxa: Autorennamen von zoologischen Taxa (Arten und Taxa niedrigerer Rangstufen) sollten dem International Code of Zoological Nomenclature ICZN, Art. 51 entsprechen (z.B. *Loxodonta africana* Blumenbach, 1797); Autorennamen von botanischen Taxa (Art und Taxa niedrigerer Rangstufen) sollten den Standardabkürzungen des International Plant Names Index IPNI (<http://ipni.org/>) entsprechen (z.B. *Pterophyllum angustifolius* Brongn., 1825); bei zwei oder mehr Autoren nutzen Sie das lateinische ‚et‘.

Formatieren Sie Autorennamen stets in normaler Textform, benutzen Sie keine GROSSBUCHSTABEN, KAPITÄLCHEN oder *kursive* Schrift.

Literaturverzeichnis

Alle im Text, in Tabellen und in Abbildungen angegebenen Literaturverweise sollten im Literaturverzeichnis aufgeführt werden. Achten Sie besonders darauf, dass alle zitierten Literaturverweise im Literaturverzeichnis aufgeführt sind und dass alle Verweise im Literaturverzeichnis auch im Text verwendet werden. Bitte überprüfen Sie diese Angaben, bevor Sie Ihr Manuskript einreichen. Listen Sie die Literaturnachweise in alphabetischer Reihenfolge nach dem Namen des Autors oder Herausgebers auf, ungeachtet der Anzahl weiterer Autoren. Sollte mehr als eine Publikation von demselben Autor/derselben Autorengruppe aufgeführt sein, so sollten diese in chronologischer Reihenfolge aufgelistet werden. Nutzen Sie **arabische Ziffern für Bandnummern, nennen Sie keine Teil-Nummerierung**, außer wenn ein jedes Heft einer Reihe mit Seite 1 beginnt.

Geben Sie den vollständigen Zeitschriftentitel an.

Achten Sie in besonderem Maße auf die Formatierung der Literaturzitate; bitte beachten Sie die letzte Ausgabe der Zeitschrift als stilistischen Vorlage. Ist ein Titel transkribiert oder übersetzt worden, sollte die Originalsprache in Klammern am Ende des Literaturnachweises angegeben werden. Bitte kontrollieren Sie alle Titel auf die **korrekte Schreibweise**, besonders bei nicht-deutschsprachigen Titeln!

Beispiele

Wissenschaftliche Artikel

Müller, A. 2008: Ein artikulierter Fund von *Ptycho-*

dus aus dem Obercenoman von Westfalen. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 70: 55-63.

Artikel, die vor dem Druck online veröffentlicht wurden:

Almaguer, M., Aira, M.-J., Rodríguez-Rajo, F.-J. & Rojas, T.-I. 2013: Study of airborne fungus spores by viable and non-viable methods in Havana, Cuba. – Grana, in press. doi:10.1080/00173134.2013.829869.

Bitte beachten: Geben Sie stets die doi-Nummer an. Bei der Suche nach der doi wird der Leser immer auf die aktuellste Version verwiesen, dadurch findet er den endgültigen, veröffentlichten Artikel, sobald er erscheint.

Online-Zeitschriften:

Bates, K.T., Manning, P.L., Hodgetts, D. & Sellers, W.I. 2009: Estimating mass properties of dinosaurs using laser imaging and 3D computer modelling. – *PLoS ONE* 4: e4532. doi: 10.1371/journal.pone.0004532

Bitte beachten: Fügen Sie stets die doi-Nummer nach der Band- und der Artikelnummer hinzu.

Bücher:

Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R.L. & Luo, Z.-X. 2004: Mammals from the age of dinosaurs. New York: Columbia University Press.

Buchkapitel:

Blackmore, S. 1992. Scanning electron microscopy. In: Nilsson S. & Prigowski J., (Hrsg.). *Erdtman's handbook of palynology*, 403-431. Kopenhagen: Munksgaard.

Tagungsbeiträge/Kurzfassungen:

Loch, C. 2014: The enamel ultrastructure of fossil cetaceans (Cetacea, Archaeoceti and Odontoceti). – Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Berlin, Deutschland, 05.-08. November 2014, 170.

Bitte beachten: Geben Sie Titel, Ort und Datum der Konferenz an.

Abschlußarbeiten:

Ifrim, C. 2006: The Fossil lagerstätte at Vallecillo, north-eastern Mexico: pelagic plattenkalks related to Cenomanian-Turonian boundary anoxia. – Dissertation, Universität Fridericiana, Karlsruhe, Germany.

Datenbanken:

Astúa de Moraes, D., La Sancha, N. de & Costa, L. 2011: *Didelphis aurita*. – IUCN Red List of threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>; letzter Zugriff: 03. April 2013.

Bitte beachten: Geben Sie das Datum des letzten Zugriffs auf die Datenbank an.

Tabellen

Alle Tabellen müssen als separate Dateien (.xlsx oder .xls) eingereicht werden. Sie sollten entsprechend ihrer Reihenfolge im Text mit lateinischen Ziffern nummeriert werden (z.B. Tab. I, Tab. II, Tab. III, ...) und kurze, selbsterklärende Überschriften haben. Nutzen Sie SI-Einheiten. Autoren sollten **beim Erstellen der Tabellen das Seitenlayout der Zeitschrift** berücksichtigen. Es werden Tabellen bevorzugt, die auf eine Seite passen. Es sollte eine detaillierte Erklärung von Symbolen, Einheiten und Abkürzungen gegeben werden.

Abbildungen

Bitte beachten Sie die folgenden Richtlinien: Die Redaktion kann keine Manuskripte und Abbildungen bearbeiten, die nicht dem Zeitschriftenstil entsprechen. Ein hoher Standard der Abbildungen (sowohl von Vektor- als auch von fotografischen Abbildungen) ist von der Redaktion erwünscht. Alle Abbildungen sollten elektronisch und in entsprechender Auflösung eingereicht werden; bitte beachten Sie folgende Richtlinien sorgfältig um die problemlose Wiedergabe Ihrer Abbildungen in exzellenter Qualität zu gewährleisten:

- Abbildungen müssen **einzelne und getrennt vom Text** eingereicht werden. Abbildungen sollten nicht in die Textdatei eingebettet werden.
- Abbildungen in Farbe sind kostenfrei.
- Alle Abbildungen sollten, passend für die

Bildbreiten 80 mm (Spaltenbreite), 113 mm (2/3 der Seitenbreite) oder 169 mm (Seitenbreite) und bis zu einer Höhe von 254 mm (volle Seite), für den Druck formatiert werden. Vorzugsweise sollte nicht die volle Seitenhöhe ausgenutzt werden, damit die Abbildungsunterschrift unter die Abbildung gesetzt werden kann. Wenn die volle Seitenhöhe für Tafeln benötigt wird, wird die Abbildungsunterschrift auf der gegenüberliegenden Seite erscheinen.

- Digitale Fotos müssen eine Mindestauf Auflösung von **300 dpi** haben, Farabbildungen eine Mindestauf Auflösung von **600 dpi**.
- Zusammengesetzte Abbildungen werden als Tafeln bezeichnet, die Einzelabbildungen mit Großbuchstaben, jeweils in der unteren, linken Ecke, versehen (Taf. IA, Taf. IIC).
- Weitere im Text erscheinende Abbildungen (Textabbildungen) werden entsprechend ihrer Reihenfolge im Text mit arabischen Zahlen versehen (Abb. 1, Abb. 2).
- Vermeiden Sie es rasterelektronenmikroskopische und lichtmikroskopische Bilder auf ein und derselben Tafel zu vereinen.
- Bildunterschriften sollten am Ende des Manuskriptes in der Textdatei angegeben werden und entsprechend nummeriert sein.
- Dateien sollten in einem der folgenden Formate gespeichert und eingereicht werden: TIFF (Tagged Image File Format; **bevorzugt**), PostScript oder EPS (Encapsulated PostScript), und alle notwendigen Schriftartinformationen beinhalten. Zum Verringern von Dateigrößen kann die LZW-Komprimierung beim Speichern der Datei angewendet werden.
- Bitte reichen Sie Strichzeichnungen und Vektorgraphiken als Adobe Illustrator oder EPS-Dateien ein. Diese müssen ein Minimum von **600 dpi** haben. Hohe Auflösung kann von Nöten sein, wenn feine Linien und Details enthalten sind.
- Ergebnisse in graphischer Darstellung (z.B. Diagramme) aus Statistiksoftware sollten direkt in eine PDF-Datei gedruckt werden, die dann eingereicht werden kann. Diagramme in Microsoft Excel können als Excel-Dateien eingereicht werden. Bitte beachten Sie, dass alle vertikalen Achsen den gleichen Maßstab haben. Vermeiden Sie dreidimensionale Darstellungen für zweidimensionale Daten.

Bitte beachten: Es ist im Sinne des Autors, die höchstmögliche Bildqualität zur Verfügung zu stellen. Bitte kontaktieren Sie die technische Redaktion, wenn Sie Fragen haben.

Bitte beachten: Beschriftungen von Abbildungen und Tafeln sollten in einer serifenlosen Schriftart (z.B. Segue UI oder Arial) erfolgen und eine Schriftgröße zwischen 12 und 20 pt haben. Die Beschriftung der Einzelabbildungen einer Tafel erfolgt von links nach rechts; Einzelabbildungen sollten durch ein einheitliches Gitter von 2 mm Breite getrennt sein.

Beschriftungen in Abbildungen sollten deutlich lesbar sein, die Schriftgröße sollte zwischen 6 und 10 pt liegen.

Maßstabsbalken werden nach Möglichkeit in der rechten unteren Ecke platziert; Größenangaben wie „Originalgröße, x1, x2, ...“ sind nicht zulässig. Maßstabsbalken werden nicht beschriftet, diese Info wird in der Abbildungsunterschrift gegeben.

Bitte beachten: Elektronisch erstellte Maßstabsbalken und Beschriftungen aus REM-Aufnahmen sind unzulänglich und sollten entfernt werden.

Tabellen- und Abbildungsbeschriftungen

Bitte geben Sie für jede Abbildung an, in welcher Größe sie gedruckt werden soll (Spaltenbreite, 2/3 Seitenbreite, Seitenbreite). Abbildungsbeschriftungen sollten im Format der Zeitschrift formatiert werden, kurz und präzise sein, und es sollte berücksichtigt werden, dass die Abbildungsunterschriften unter den Abbildungen platziert werden.

Beispiel:

Abb. 5: *Parapuziosa (Parapuziosa) seppenradensis*. Dimorphismus, roter Pfeil zeigt Beginn der

Wohnkammer. **a** Exemplar der Familie Siepe, *Microconch*, zeichnerisch ergänzt. **b** Lectotypus, größtes Exemplar, LWL-Museum für Naturkunde, Münster, Macroconch. Maßstab 10 cm (A), 30 cm (B). [2/3 Seitenbreite]

Taf. V: *Alphadon marshi*, linke obere Zahnreihe in **A** labialer, **B** lingualer und **C** okklusaler Ansicht.

3. Sonstiges

Begutachtung

Der Autor wird gebeten, zwei potentielle Fachgutachter, inklusive Kontaktdaten, zu nennen. Zusätzliche Vorschläge werden begrüßt.

Publikationskosten

Für die Veröffentlichung in *Geologie und Paläontologie in Westfalen* fallen keine Publikationsgebühren an.

Urheberrechtlich geschütztes Material

Sollte Ihr Manuskript Material beinhalten, für das Sie keine Urheberrechte besitzen, benötigen Sie vor dem Einreichen eine schriftliche Genehmigung durch den Inhaber des Urheberrechts. Solches Material kann aus Texten, Dateien, Tabellen, Abbildungen, Fotografien, Strichzeichnungen, **Karten**, Bildschirmfotos, o.ä., bestehen. Dies gilt sowohl für die direkte (wortgetreue oder faktimile), als auch für die „abgeleitete“ Reproduktion (bei der Sie eine neue Abbildung oder Tabelle erstellt haben, die wesentlich aus einer urheberrechtlich geschützten Quelle stammt).

Sie müssen sicherstellen, dass die Ihnen erteilte Genehmigung zur Wiederverwendung durch den Inhaber des Urheberrechts in jeder Abbildungsunterschrift oder Tabellenüberschrift ordnungsgemäß angegeben wird. Sie sind allein verantwortlich für jegliche Gebühren, die der Urheber für die Wiederverwendung verlangen kann. Die Wiedergabe kurzer Textauszüge, mit Ausnahme von Gedichten und Liedtexten, zum Zweck der Kritik, ist ohne formelle Erlaubnis gestattet, sofern das Zitat genau wiedergegeben und akkurat zitiert wird.

Einreichen des Manuskripts

Alle Manuskriptbestandteile werden als E-Mail-Anhang an den Chefredakteur gesendet. Manuskripte können in jeglichem, editierbarem Standardformat eingereicht werden, vorzugsweise als Word-Datei. Die Dateien werden für die Begutachtung in PDF-Dateien umgewandelt.

Urheber- und Autorenrechte

Um die Integrität, Verbreitung und den Schutz der veröffentlichten Artikel gegen Urheberrechtsverletzungen zu gewährleisten, werden Sie gebeten, dem LWL-Museum für Naturkunde mittels eines Autorenvertrags die Urheberrechte an Ihrem Artikel zu übertragen. Als Artikel gilt die endgültige und zitierfähige Version, die sich ausfolgenden Bestandteilen zusammensetzt: das akzeptierte Manuskript in seiner endgültigen Form, inklusive Kurzfassung, Text und Literaturverzeichnis, sowie alle zugehörigen Tabellen, Abbildungen und Daten. Unser Autorenvertrag mit Ihnen bildet die gesamte und einzige Vereinbarung zwischen dem LWL-Museum für Naturkunde und Ihnen; es werden keine Änderung, Ergänzung oder sonstige Mitteilung bei der Auslegung der Rechte und Pflichten des LWL-Museums für Naturkunde im Rahmen dieser Vereinbarung berücksichtigt.

Freie Verfügbarkeit/Sonderdrucke

Alle Artikel und Bände von *Geologie und Paläontologie in Westfalen* sind über die Webseite des LWL-Museums für Naturkunde (<https://www.lwl-naturkundemuseum-muenster.de/de/naturkundemuseum/literatur/schriftenreihen/download-geologie-u-palaentologie/>) frei verfügbar (open access). Der korrespondierende Autor erhält eine kostenlose PDF-Datei des Artikels und fünf Exemplare des entsprechenden Heftes; alle weiteren Autoren erhalten jeweils ein kostenloses Exemplar des Heftes.

Letzte Aktualisierung am 30. Juni 2022

Geologie und Paläontologie in Westfalen seit 1983

Die Schriftenreihe *Geologie und Paläontologie in Westfalen* wurde 1983 begründet, um der geologischen und paläontologischen Erforschung Westfalen-Lippes eine wissenschaftliche Plattform zu geben. Da das bloße Fossil ohne einen geologischen Rahmen wenig Aussagekraft hat, werden in dieser Reihe sowohl geologische als auch paläontologische Artikel veröffentlicht.

Ein *peer-review*-Verfahren dient der Qualitätssicherung; die kostenfreie *online*-Ausgabe soll die allgemeine Wahrnehmung sichern. Um Westfalens fossiles Erbe auch international sichtbar zu machen, werden Artikel in deutscher und englischer Sprache veröffentlicht. Die Publikationssprachen sind dabei Deutsch und Englisch. Zusätzlich werden Meldungen über Funde und Forschung aus Westfalen-Lippe sowie Kurzberichte über Westfalen-relevante wissenschaftliche Artikel, die an anderer Stelle erschienen sind, in der Rubrik "Mitteilungen" veröffentlicht.

Titelbild und hinteres Umschlagbild Detailansicht des Analbereichs von *Protophormia terraenovae*, Abb. 7C aus Mähler et al.
Zähne von *Iguanodontia* indet., Fig. 3 B 1, 8, 9 aus Hornung et al.

Herausgeber

Landschaftsverband Westfalen-Lippe (LWL)
LWL-Museum für Naturkunde
Sentruper Str. 285, 48161 Münster
Tel.: 0251/591-05, Telefax: 0251/591 6098
www.lwl-naturkundemuseum-muenster.de

Redaktionsleitung

Achim H. Schwermann
LWL-Museum für Naturkunde, Münster
achim.schwermann@lwl.org

Lektorat

Leonie Schwermann

Redakteure

Christian Pott (Paläobotanik & Palynologie)
LWL-Museum für Naturkunde, Münster

Rico Schellhorn (Wirbeltiere)

Institut für Geowissenschaften, Abteilung Paläontologie,
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn

Lothar Schöllmann (Wirbellose, Geologie & Mineralogie)
LWL-Museum für Naturkunde, Münster

Achim H. Schwermann (Wirbellose & Wirbeltiere)
LWL-Museum für Naturkunde, Münster

ISSN 0176-148X
ISBN 978-3-940726-89-6
© November 2023 LWL

Alle Rechte vorbehalten. Kein Titel des Werkes darf in irgendeiner Form ohne schriftliche Genehmigung des LWL reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden.

The first record of sauropod dinosaurs from a palaeotopographical upland environment and its implications for megaherbivorous dinosaur faunal turnover in the Early Cretaceous of northwestern Europe

Jahn J. Hornung, Sven Sachs & Achim H. Schwermann

Jahn J. Hornung
Niedersächsisches Landesmuseum
Hannover
Willy-Brandt-Allee 5
30169 Hannover
Germany

Sven Sachs
Naturkundemuseum Bielefeld
Abteilung Geowissenschaften
33602 Bielefeld
Germany

Achim H. Schwermann
LWL-Museum für Naturkunde
Westfälisches Landesmuseum mit
Planetarium
Sentruper Straße 285
48161 Münster
Germany

corresponding author:
jahn.hornung@yahoo.de

Manuscript
Received: 26.09.2022
Accepted: 06.01.2023
Available online: 22.03.2023
© LWL-Museum für Naturkunde

Abstract

A fragmentary centrum of a dorsal vertebra and a manual ungual phalanx of eusauro-pod dinosaurs from the Upper Barremian – Lower Aptian of Balve in western Germany are described. The dorsal centrum shares potential synapomorphies with the enigmatic genus *Ornithopsis* and can probably be referred to a titanosauriform. The Balve record is of significance as it represents the only known direct evidence of this clade from an upland environment in Europe, which is assumed to have reached palaeoelevations of several hundred meters above sea level. Taphonomic signatures at some of the material from this site indicate prolonged surface exposure plus various stages of wear caused by water transport. The remains were finally deposited in sediment traps within a karst cave or fissure system.

The fossil record suggests a retreat or shift of sauropod habitat range from coastal plains and lowlands to hinter- and uplands during the Early Cretaceous in northwest Europe. It is hypothesized that this was linked to the faunal replacement of low- and mid-level browsing sauropods (e.g. diplodocoideans) by iguanodontian ornithopods near the Jurassic-Cretaceous boundary in this region. High-browsing titanosauriform sauropods had small overlap in the trophic niche with the ornithopods, facilitating a sympatric coexistence of both groups. However, their range was dependent on high-canopy vegetation that was probably more abundant in uplands. The previously observed “mid-Cretaceous bottleneck” in sauropod diversity may therefore be a result of partial extinction and/or a sampling bias, as the preservation of upland faunas are very exceptional. However, it is cautioned to interpolate these regional observations to global sauropod diversity patterns.

Keywords: sauropod, faunal change, Rhenish Massif, Westphalia, Balve, Barremian-Aptian, fissure-filling

Kurzfassung

Ein fragmentarisches Centrum eines Rückenwirbels und ein Unguale aus der Hand eusauropoder Dinosaurier werden aus dem Ober-Barremium/Unter-Aptium von Balve, Nordrhein-Westfalen beschrieben. Das Centrum weist mögliche Synapomorphien mit der wenig bekannten Gattung *Ornithopsis* auf und wird hier mit Vorbehalt zu den Titanosauriformes gestellt. Es handelt sich um den ersten direkten Nachweis von Sauropoden aus einem Hochlandhabitat in Europa, welches vermutlich eine paläotopographische Höhe von mehreren Hundert Metern über dem damaligen Meeresspiegel erreichte. Taphonomische Indikatoren weisen auf eine längere subaerische Exposition, sowie auf verschiedene Abrasionstufen durch Wassertransport, zumindest bei einem Teil des Materials aus dieser Fundstelle, hin. Es wurde schließlich in Sedimentfallen innerhalb eines Karsthöhlensystems abgelagert.

Der Fossilbericht für die Unterkreide Nordwesteuropa, weisen auf einen graduellen Rückzug oder eine Verlagerung des Verbreitungsgebiets der Sauropoden aus Küsten-ebenen und Tiefländern in Hinter- und Hochlandregionen hin. Es wird die Hypothese aufgestellt, dass diese Veränderung mit dem ökologischen Ersatz von niedrigweidenden Sauropoden (z.B. *Diplodocoiden*) durch iguanodonte Ornithopoden bis zur Jura/Kreidegrenze in Verbindung steht. Hochweidende titanosauriforme Sauropoden hatten dagegen nur eine geringe Überlappung ihrer trophischen Nische mit den Ornithischiern, was eine sympatrische Koexistenz erleichterte. Allerdings war ihre Verbreitung an das Auftreten von Pflanzentaxa mit hohen Baumkronen gebunden, welche wahrscheinlich vor allem im Hochland vorkamen. Der „mittelkretazische Flaschenhals“ der Sauropodendiversität dürfte daher nur teilweise auf Aussterben und ebenso auf die geologischen Überlieferungslücken zurück zu führen sein, da Hochlandfaunen nur sehr selten überliefert sind. Gleichzeitig muss eine globale Verallgemeinerung dieser in Nordwesteuropa beobachtbaren Muster kritisch gesehen werden.

Schlüsselwörter: Sauropoden, Faunenwechsel, Rheinisches Massiv, Westfalen, Balve, Barremium-Aptium, Spaltenfüllung

Introduction

Although sauropod dinosaurs became replaced by ornithischians as dominant megaherbivores in the fossil record at the Jurassic/Cretaceous transition, they remained an important constituent of the global dinosaur fauna well to the end of the Cretaceous (e.g. Upchurch et al. 2004, Poropat et al. 2022). However, especially in Europe their record is rather sparse and incomplete. A

notable exception, however, are the Iberian Peninsula, southern France, and Romania, where more abundant and diverse dinosaur material was recovered from Cretaceous strata (e.g. Nopcsa 1915; Lapparent & Zbyszewski 1957; Sanz et al. 1987; LeLoeuff 1993, 1995, 2005; Csiki 1999; Canudo et al. 2002, 2008; Garcia et al. 2010; Pereda Suberbiola et al. 2012; Vila et al. 2012; Castanera et al. 2014; Santos et al. 2015; Ősi et al. 2017; Royo-Torres et al. 2017; Figueredo et al. 2021; Poropat et al. 2022).

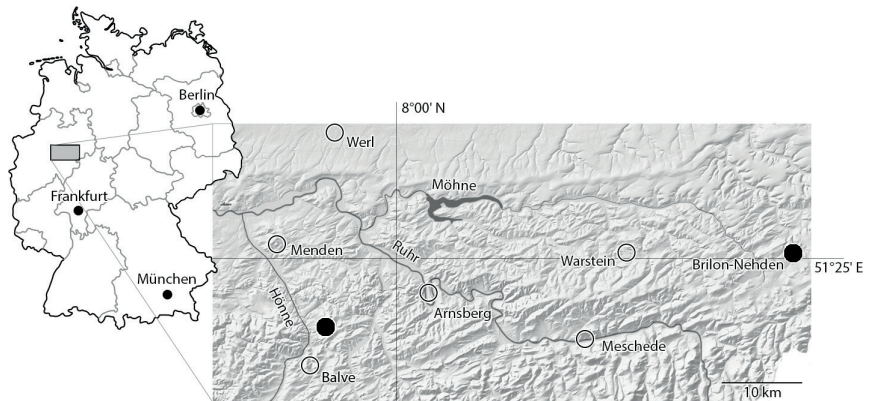
The Cretaceous sauropod record in northwestern Europe is represented by tracks and scanty skeletal remains from the Berriasian of England (Ensom 1987, 2002), Germany (Hendricks 1981, Fischer 1998, Lockley et al. 2004, Hornung et al. 2012, Hornung 2013), and Denmark (Bonde & Christiansen 2003, Bonde 2012). Recently, substantial remains of embryonic sauropods, adult turiasaurs and basal macronarian sauropods have been found in the Berriasian of Angeac-Charente, western France (Barrett et al. 2016; Allain et al. 2022). The Wealden Supergroup (upper Berriasian through lower Albian) and the Cambridge Greensand (Upper Albian) of England yielded a rather diverse but very incompletely known sauropod assemblage (e.g. Mantell 1850, 1852; Seeley 1869, 1870, 1871, 1876; Owen 1875, 1876; Lydekker 1888, 1889 1890; LeLoeuff 1993; Blows 1995; Naish & Martill 2001a, 2007; Taylor & Naish 2007; Mannion 2009; Mannion et al. 2011; Upchurch et al. 2011; 2015; Taylor 2018). More comprehensive material is known from Albian strata of the Normandy region in northwestern France (*Normanniasaurus genceyi* Le Loeuff, Suteethorn & Buffetaut, 2013). Additional isolated elements have been recovered from Albian and Cenomanian deposits of northern France (Gervais 1852, Lapparent 1946, Buffetaut 1984, Le Loeuff 1993, Martin et al. 1993, Buffetaut & Nori 2012).

Here we report new sauropod skeletal remains (a manual ungual phalanx and a dorsal vertebral centrum) from northwestern Germany. This material expands the known palaeogeographical range of Lower Cretaceous (Upper Barremian – Lower Aptian) sauropods. More importantly, however, the remains, which derive from an upland locality formed in a palaeokarst environment, represent, to our knowledge, the first sauropod skeletal elements ever described from this palaeoenvironmental setting in Europe.

Geological Setting

The northern Sauerland (Fig. 1) shows multiple structures across its east-west range which are interpreted as paleo-deep karst. Comparable structures can also be observed in the western extensions of the Rhenish Massif, beyond Wuppertal to Wülfrath and west of the

Fig. 1: Location of the Busche quarry at Balve-Beckum.



Lower Rhine Bight, in the northern Eifel (Drozdowski et al., 1998, 2017). The opening of endokarst cavities to the surface occurred from the Lower Cretaceous onward. Thus, Lower Cretaceous or younger fillings are found at various sites in the northern Sauerland (Wirth 1970, Richter et al. 2014, Huckriede 1982, Schudack 1987, Lanser & Heimhofer 2013). Partially, the karstified carbonates have been inundated by the Aptian or Cenomanian transgressions (e.g. Clausen & Leuteritz 1989, Ribbert & Skupin 2009).

The quarry discussed here is located in Balve-Beckum, in the area of the Remscheid-Altena Anticline (Fig. 1). The fossil site belongs to a NW-SE striking fault in the area of the quarry. The filling of the cavity has been cut by quarry operations at the level of 300, and 290 m above mean sea level (MSL), respectively, about 15 to 25 m below the original ground level before limestone quarrying began. Three horizontal cuts of infilled cavities are known from the 290 m above MSL. The largest has an approximately circular shape of 30 by 35 m ("Balve I", Lanser & Heimhofer 2013), a second one is also circular with a diameter of ca. 8 m ("Balve III"), and a third is more elongate, 4 m wide and more than 10 m long ("Balve II"). As far as known at the current state of excavations, the walls of all cavities are very steeply to vertically dipping.

In 2000, the first fossils identified as dinosaur teeth and bone fragments were found in the filling of the largest cavity (Balve I), and since then a highly diverse and abundant vertebrate assemblage has been recovered, including mammals, dinosaurs, pterosaurs, crocodyliforms, chelonians, squamates, lissamphibians, and selachians (e.g. Lanser & Heimhofer 2013, Lanser 2015, Schwermann et al. 2018, Skutschas et al. 2020, Martin et al. 2020, 2021; Sachs et al. 2022; AHS pers. obs., Figs. 2-3). The fossiliferous sediments consist of grey clays and silts, intercalated with coarser boulders (Lanser & Heimhofer 2013). In the course of the excavations, a complex depositional pattern of primarily fine-grained sediments was revealed. In most cases, the sediments

are very clayey silts. Charcoal particles of small size occur regularly in these grey silts. They also contain vertebrate fossils, usually isolated fragments with varying degrees of mechanical wear. In addition, clasts occur which are, on the one hand, well rounded allochthonous clasts of different rocks (lydite of Carboniferous age, quartz, sandstone of as yet undetermined age) and, on the other hand, components of more autochthonous character (more or less weathered blocks of Devonian limestone, calcite as sharp-edged fragments and in larger blocks, calcarenite, and isolated fossils from Devonian limestone; Püttmann 2013, Hübner 2016). The sedimentary texture shows layered structures, indicating successive accumulation of filling. There are also distinct slump structures in the sedimentary succession. In some places, the sediments have subsided to such an extent that the strata dip nearly vertical, parallel to the fissure wall.

The sediments of the cavity filling at Balve have been palynostratigraphically dated to the Late Barremian to Early Aptian by Lanser & Heimhofer (2013). An Aptian age has also been assumed based on palynostratigraphy for the Brilon-Nehden locality (Schultz & Noll 1987), but the characean record indicates a correlation to the Barremian (Schudack 1987). The Saint Barbe Clays Formation at Bernissart was palynologically dated to the mid-Barremian to Early Aptian (Yans et al. 2006), and the co-occurrence of the iguanodontians *Iguanodon bernissartensis* Boulenger in van Beneden, 1881 and *Mantellisaurus atherfieldensis* (Hooley, 1925) in Barremian strata of England (Norman 2011, 2012), at Bernissart (Norman 1980, 1986, 2012), and Brilon-Nehden (Norman 1987), supports a Late Barremian age of all these localities. The iguanodontian remains of Balve have not yet been identified at genus or species level, but the overall evidence points to a stratigraphically similar position close to the Barremian-Aptian boundary. At this time, the site belonged to the Central European Rise, which includes, from West to East, the London-Brabant Massif, the Rhenish Massif, and the Bohemian Massif (Fig. 4).

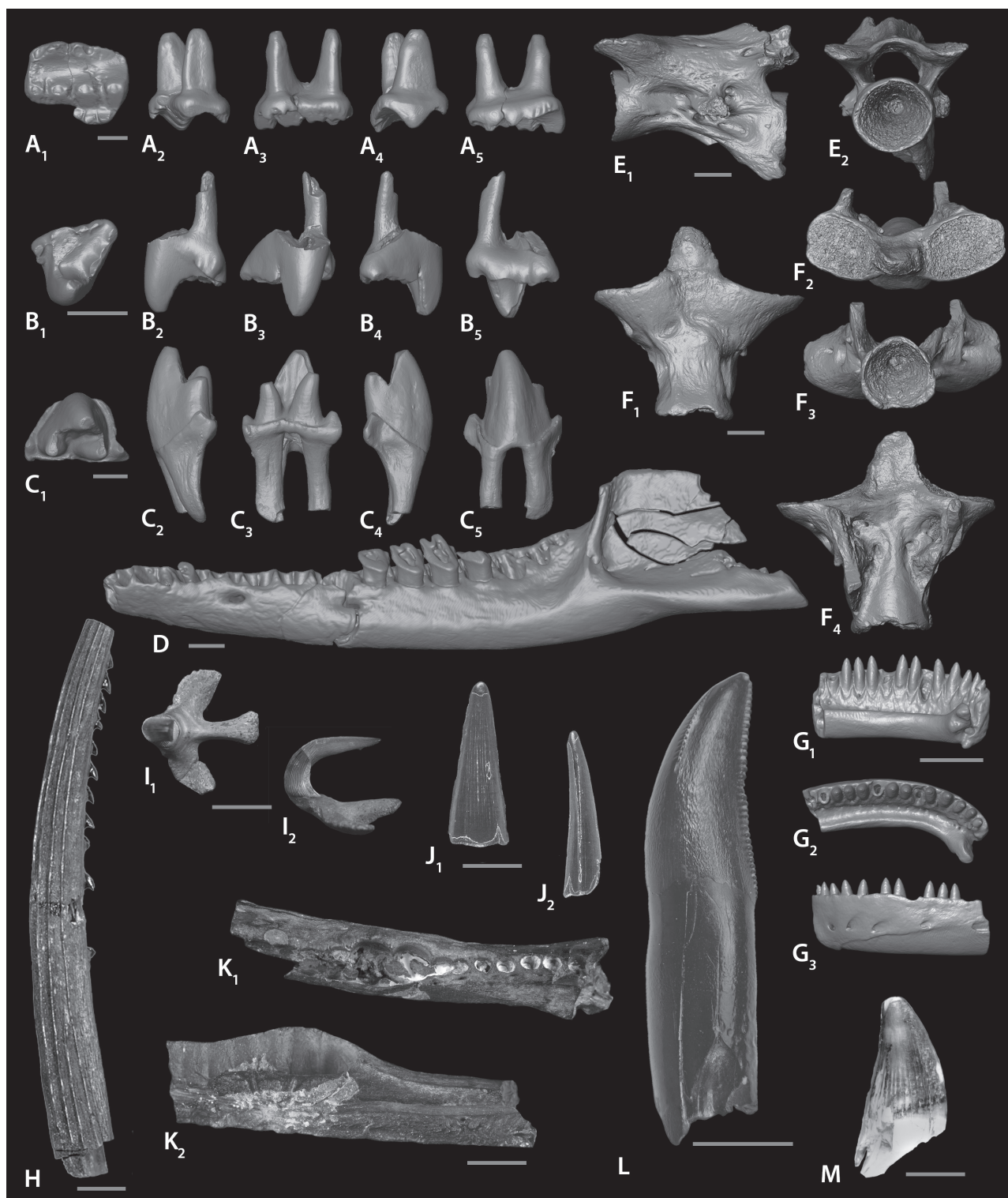


Fig. 2 Microvertebrate remains, Balve cave deposits, Upper Barremian – Lower Aptian, Balve. A-D Mammalia: **A** *Bructerodon alatus* Martin, Averianov, Schultz & Schwermann, 2021, WMNM P79403 (holotype), left upper M2 in A1 occusal, A2 mesial, A3, lingual, A4 distal, and labial views; **B** *Minutolestes submersus* Martin, Averianov, Schultz, Schellhorn & Schwermann, 2022, WMNM P82306 (holotype), right upper molar in B1 occusal, B2 mesial, B3 lingual, B4 distal, and labial views; **C** *Cifellitherium suderlandicum* Martin, Averianov, Schultz, Schellhorn & Schwermann, 2022, WMNM P82305 (holotype), right lower molar in C1 occusal, C2 mesial, C3 lingual, C4 distal, and C5 labial views; **D** *Beckumia sinemeckelia* Martin, Averianov, Schultz, Schellhorn & Schwermann, 2022, WMNM P82301 (holotype), dentary in buccal view; E-G Lissamphibia: **E** *Balveherpeton hoennetalensis* Skutschas, Kolchanov & Schwermann, 2020, WMNM P76320, anterior caudal vertebra in E1 left lateral and E2 posterior view; **F** *B. hoennetalensis*, WMNM P76315, atlas vertebra in F1 ventral, F2 anterior, and F3 posterior view; **G** Albanerpetontidae indet., WMNM uncat., left dentary in G1 lingual, G2 occusal, and G3 buccal view; H-I Selachii: **H** Hybodontiformes indet., WMNM uncat., dorsal fin spine in left lateral view. **I** Hybodontiformes indet., WMNM uncat., cephalic spine (photographic composite) in I1 dorsal and I2 left lateral views; J-M: Archosauria: **J** Pterosauria indet., WMNM uncat., tooth in J1 lingual and J2 mesial/distal views; **K** Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia indet., WMNM uncat., left dentary in K1 occusal and K2 lingual views; **L** Dinosauria: Theropoda indet., WMNM uncat., tooth crown in lingual view; **M** Crocodyliformes: Goniopholididae indet., WMNM uncat., tooth in lingual view. A-C, E-G: Digital images of 3D models. Scales: A-C, E-G 0,5 mm, D 1mm, H-M 5 mm

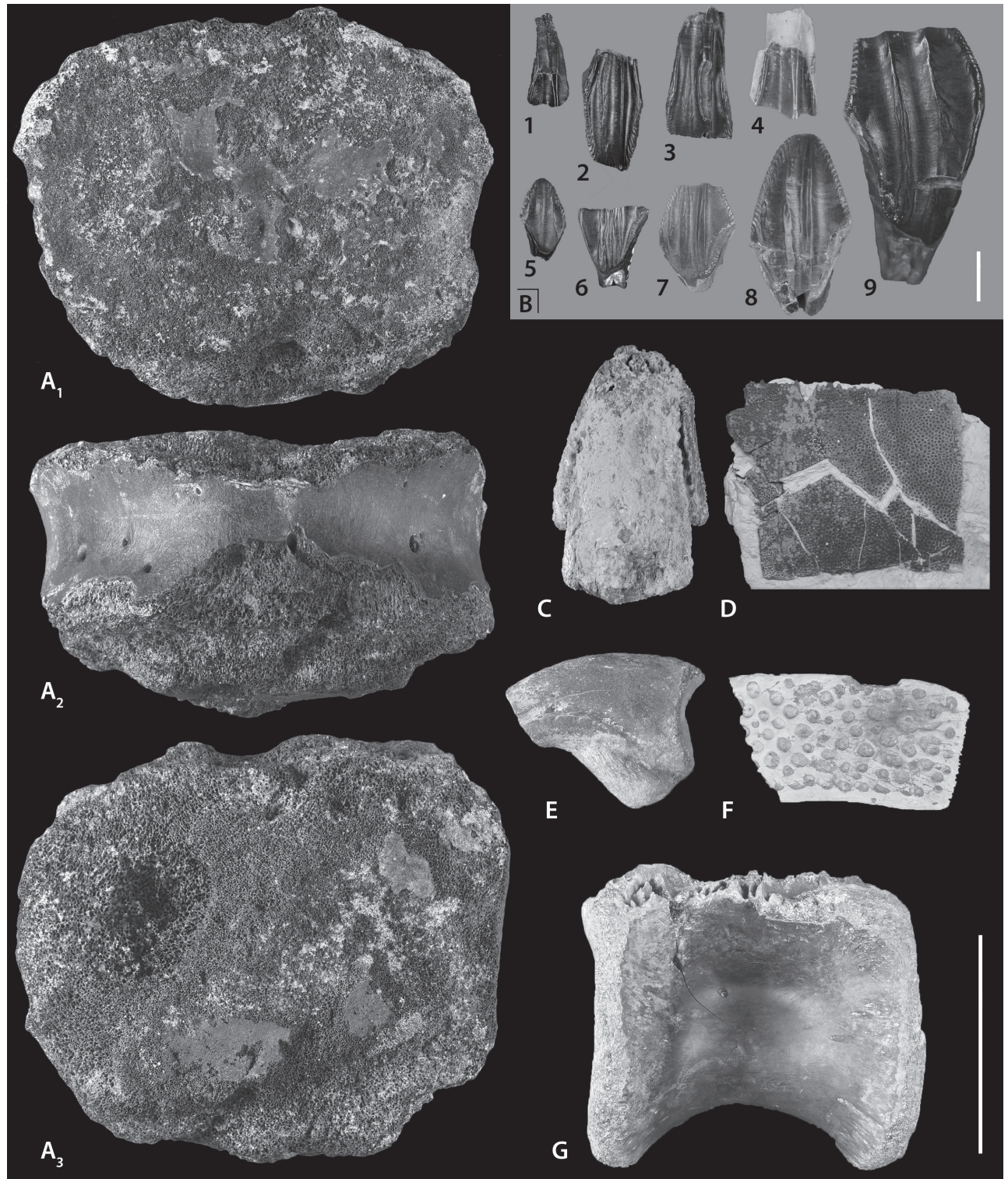


Fig. 3: Vertebrate remains, Balve cave deposits, Upper Barremian – Lower Aptian, Balve. A-C Dinosauria: Iguanodontia indet. **A** WMNM P48300, centrum of anterior caudal vertebra, in A1 anterior, A2 ventral, and A3 posterior view, **B** isolated teeth crowns in labial view, B1-B4 maxillary tooth crowns, B1 WMNM P48222, B2 WMNM P81316, B3 WMNM P81313, B4 WMNM P81308, B5-B9 dentary tooth crowns, B5 WMNM P81059, B6 WMNM P48332, B7 WMNM P81058, B8 WMNM P81073, B9 WMNM P81289, **C** pedal ungual phalanx, WMNM uncat. **D** Chelonia: *Helochelydra* sp., WMNM uncat., carapax fragment, **E** Dinosauria: Theropoda indet., manual ungual phalanx, WMNM P82323, **F** Crocodyliformes: Goniopholididae indet., WMNM P47516, para-vertebral osteoderm, **G** Dinosauria: Theropoda, WMNM uncat., dorsal vertebral centrum, lateral view. Scale bare: A, C-G 10 cm, B 1 cm.



Fig. 4: Palaeogeographic reconstruction of Central Europe during the Late Barremian (125 ma). The sea-level corresponds to the early phase of the Late Barremian - Early Aptian regression. Three important Barremian-Aptian upland vertebrate localities are indicated: Balve, Brilon-Nehden, and Bernissart. Base map by Ron Blakey, Colorado Plateau Geosystems, Phoenix, Arizona.

Institutional abbreviations

NHMUK – Natural History Museum, London, United Kingdom; WMNM – Westfälisches Museum für Naturkunde, Münster in Westfalen, Germany.

Systematic palaeontology

Dinosauria Owen, 1842
Sauropoda Marsh, 1878
Eusauropoda Upchurch, 1995

Gen. et sp. indet.
 (Fig. 5)

Material

WMNM P82311, a right(?) manual ungual phalanx (I-2), from the Balve II locality.

Description

The manual ungual phalanx (Fig. 5) is generally well preserved but misses part of the proximolateral half of the cotyle and has a slight abrasion at the apex. The element is anteroposteriorly elongate

and distally it shows a gentle ventral curvature. An elongate, depressed-elliptical outline is evident in lateral and medial views. The cross-section is nearly isolaterally trihedral with a pronounced apicodorsal edge that broadens and becomes flatter proximally. In lateral view, the dorsal edge forms a smoothly rounded transition into the ventrodorsal edge. The ventral surface of the element widens proximally but is otherwise nearly flat or very gently convex. The lateral surface is slightly concave and the lateral and ventral surfaces bear several slightly irregular longitudinal grooves. Some of these grooves merge proximally with vascular foramina. Somewhat medially and parallel to the apicodorsal edge a sharp deep groove for attachment of the keratinous sheath extends along most of the elements mediodorsal surface. The medial side follows a gently convex curvature that is formed along the dorsal and ventral margins and lead to an overall slight lateral curvature of the element. However, the central region of the medial surface bears a deep depression. From here the posteroproximal part of the ventral margin curves medially to project as a small flange. The cotylus misses

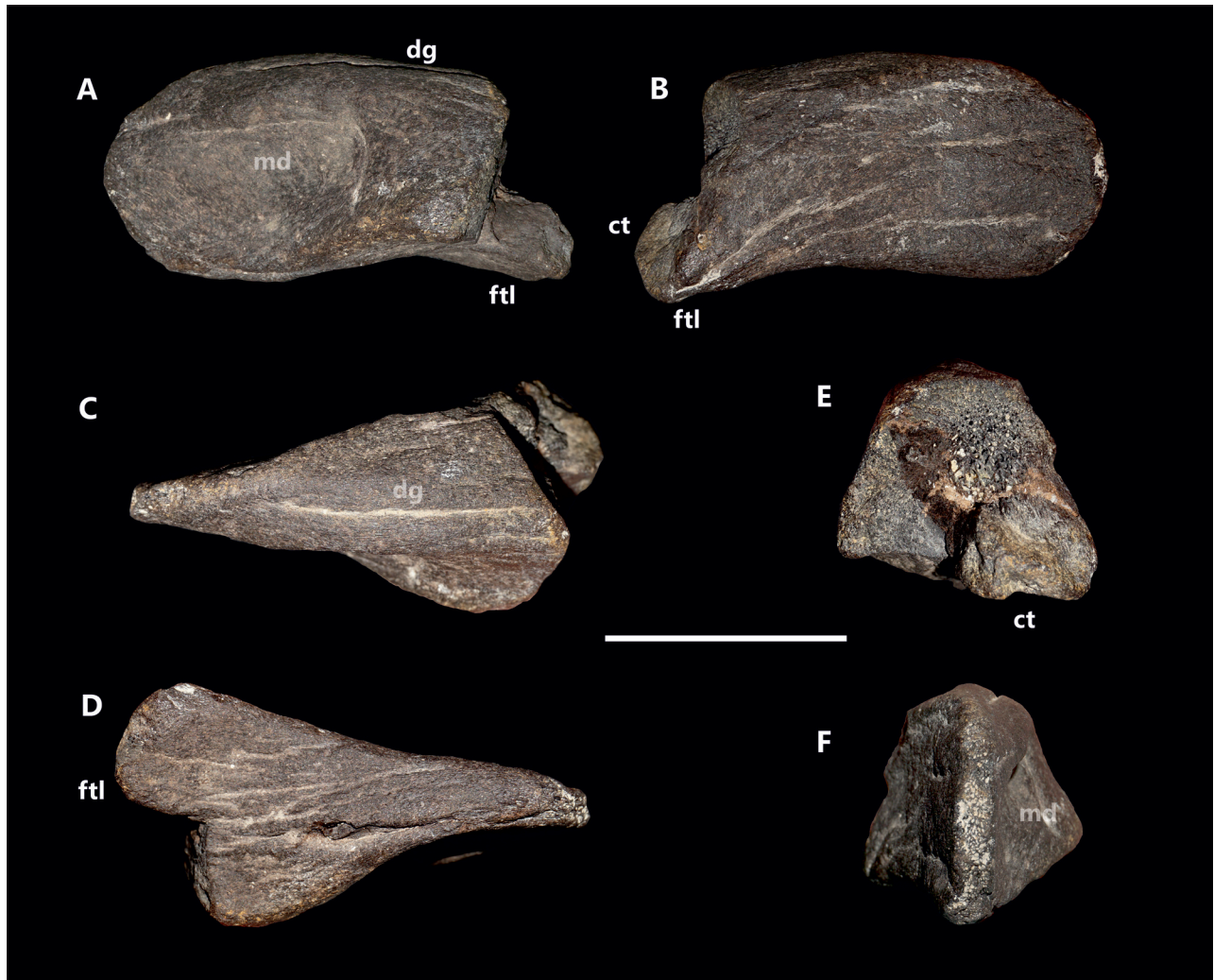


Fig. 5: Eusauropoda indet., WMNM P82311, right(?) manual ungual phalanx I-2, Balve cave deposits, Upper Barremian – Lower Aptian, Balve, in **A** medial, **B** lateral, **C** dorsal, **D** ventral, **E** posterior, **F** anterior aspects. Abbreviations: ct – cotylus, dg – deep dorsal groove, ftl – flexor tendon lip, md – medial depression. Lighting in C from lower left, in E-F from upper right. Scale bar: 5 cm.

most of its dorsal and medial portions. From what is observable the cotylus forms a deep cup that was bounded ventrally by a thick, rugose and proximally projecting lip for attachment of the flexor tendon. The breakage reveals that the element is composed by a massive bony tissue with a dense substantia spongiosa and only a limited zone of larger cancellae in the centre.

Measurements

Overall length: 77.0 mm; Cotylus width (max.): >35.0 mm; Cotylus height (max.): 29.5 mm; max. height of distal part: 35.3 mm.

Taxonomic affinities

The identification of WMNM P82311 as a sauropod manual ungual phalanx I-2 is supported by the elements massive and basically trihedral morphology, its lateral curvature, the laterally and ventrally compressed aspect, and the blunt apex. In addition, the slight

lateral curvature indicates that the element originates from the right side.

Manual unguals in basal sauropodomorphs, including basal sauropods, resemble the plesiomorphic saurischian condition, which is characterised by a strong overall curvature and pointed apices. Straighter and blunter morphotypes, on the other hand, are widespread at more derived eusauropods in contrast to the condition seen in basal taxa (e.g. Allain & Aquesbi 2008). A manual ungual of an undetermined eusauropod from the Upper Jurassic of Tanzania (previously referred to *Janenschia robusta* (Fraas, 1908)), resembling the morphology of WMNM P82311, was described by Mannion et al. (2019). In contrast, derived titanosauriforms generally lack manual unguals (Upchurch et al. 2004). Despite their peculiar morphology, isolated manual unguals of sauropods are currently not considered to be diagnostic at lower systematic levels. Therefore, the specimen from Balve is herein referred to as Eusauropoda indet.

?Titanosauriformes Salgado, Coria & Calvo, 1997***Ornithopsis* Seeley, 1870*****Ornithopsis?* sp.**

(Fig. 6)

Material

WMNM P82326, a damaged centrum of a dorsal vertebra, from the Balve II locality.

Description

WMNM P82326 (Fig. 6) is a strongly worn centrum of a dorsal vertebra which as indicated by the presence of dorsolateral paraxial camerae (e.g. Wedel 2003). The portion dorsal to a line limiting the anterior articular condyle is lost to damage. The substantia compacta is missing on most of the surface, hence the camellate internal structure is largely exposed. The camellae are small (average diameter 1–5 mm) but tend to become larger and irregular in outline towards the interior of the centrum. Two steeply-walled, ovate grooves on the dorsal surface, being placed slightly posterior to the centrum's mid-length, mark the location of camerae that relate to the lateral pneumatic foramina. These characters are typical for the semicamellate type of pneumatization in derived sauropods (Wedel 2003). The centrum's articulation surfaces are partly present and indicate a strong opisthocoely. As preserved, the anterior condyle has a semielliptical shape in transverse cross-section. Its ventral portion is damaged but it is still evident that the anterior cotyle was dorsoventrally higher than transversely wide. The posterior cotyle is flat-dish shaped in its central region, has an overall ovate outline, and is dorsoventrally higher than transversely wide. The cotyle and condyle are connected along the ventral margin of the centrum by a ventral bulge (Fig. 6: vb) that is formed by the centrum's converging lateral margins. The latter condition is evidenced by preserved patches of substantia compacta on the ventrolateral flanks of the centrum which demonstrate that the ventral bulge is not an artefact of erosion. The centrum was thus higher dorsoventrally than transversely wide, an uncommon morphology in sauropod dorsal vertebrae (see discussion below). The centrum also was axially slightly longer than transversely wide. As preserved the axial length is only very slightly longer than the centrum's dorsoventral height. However, when adding the substantial missing portion in the dorsal region, the complete centrum was probably higher than long.

Most of the circumferential regions of the centrum show surface-parallel cracks that intensify towards the periphery and caused the loss of most of the substantia compacta by exfoliation (Fig. 6: pcr). Towards the centre

of the element, these cracks become conspicuously less intense and camellate tissue is contrastingly in a good state of preservation.

Measurements

Centrum length: > 164.0 mm; Centrum width: > 134.5 mm; Centrum height (max.): > 145.5 mm.

Taxonomic affinities

The semicamellate tissue indicates that WMNM P82326 belongs to an eusauropod. The opisthocoelous vertebral type in conjunction with the presence of camerae further indicate that the centrum derives from the dorsal series. Even though the state of preservation hampers an easy assessment of the taxonomic relationships of WMNM P82326, an unusual and most indicative feature is the laterally compressed aspect of the centrum in axial view and its ventrally converging ventrolateral sides. Dorsal vertebrae in most eusauropods are ventrally broad and rounded and transversely expanded in axial view (e.g. Upchurch et al. 2004). The only known exception is *Ornithopsis hulkei* Seeley, 1870, from the lower Barremian Wessex Formation of the Isle of Wight (southern England), that is likewise known only from a poorly preserved dorsal vertebra (NHMUK R28632, see Blows 1995; Naish & Martill 2001a, 2007; Naish 2010; Upchurch et al. 2011; Fig 7). Upchurch et al. (2011) considered this character as diagnostic for this very imperfectly known taxon and regarded it as a titanosauriform of uncertain position. They rejected the previous assumption of a closer relationship to brachiosaurids by Blows (1995). Assuming titanosauriform affinities would point to a mid-to posterior position of WMNM P82326 in the dorsal series, and owing to the relatively slightly shorter axial length, probably to a somewhat more posterior position than NHMUK R28632. The dorsoventral expansion, ventrolateral convergence and relatively small size of the centrum are conspicuous similarities between WMNM P82326 and NHMUK R28632. The size of both, WMNM P82326, as well as NHMUK R28632 (Naish 2010), indicate that they belonged to comparatively small individuals given the average sauropod dimensions. Extrapolated to the proportions of the basal titanosauriform *Giraffatitan brancai* (Janensch, 1914), the holotype of *O. hulkei* would have belonged to an animal of about 16 to 18 meters in length (comparative data from Janensch 1950a, b). The length of the centrum from Balve can be estimated to be about 75% of that from NHMUK R28632 (~17 cm versus ~23 cm), indicating that the former belonged to a slightly smaller individual. This assessment acknowledges the incomplete preservation of

both specimens, hence other morphometric indices can only be compared with less confidence.

The most striking difference between WMNM P82326 and NHMUK R28632 can be found in the structure of the camellae which is coarser and cancellate in NHMUK R28632. According to Wedel (2003) the pneumatic structures in sauropod bones underwent ontogenetic changes: The size of peripheral camerae shows a negative allometric relationship with increasing individual age in taxa with camerate and polycamerate structure. Given the fact that WMNM P82326 is overall smaller than NHMUK R28632 an ontogenetical scenario would involve a positive allometric relationship between individual age and size of the camellae. This would imply a remodeling of preformed bone tissue with individual growth by invasion and expansion of the air sacs rather than a synchronous diverticulation of the air sacs with progressing bone formation as suggested by Wedel (2003) for camerate tissues. According to the presence of larger camellae in the centre of WMNM P82326 such a remodelling would have occurred in a centrifugal direction. However, as Wedel (2003) pointed out, the data on ontogenetic patterns in semicamellate and camellate sauropod vertebrae is too much scarce for the development of a robust hypothesis. Therefore, the taxonomic significance of these differences is unknown. They may be related to the individual's ontogenetic stage, the position within the vertebral column, or to intraspecific or interspecific variation.

The poor preservation of WMNM P82326 and the incompleteness of the type material of *O. hulkei* (NHMUK R28632) precludes the comparison of further characters. Therefore, we can only tentatively refer WMNM P82326 to the genus *Ornithopsis*. Nevertheless, a close taxonomic relationship appears to be supported by similar characters found in both specimens.

Discussion

Taphonomy

The vertebral centrum (WMNM P82326) underwent strong taphonomic wear before finally being embedded within the karst cavity. It not only lacks the complete neural arch but also most of the substantia compacta, being factually reduced to a "core" of the substantia spongiosa. The mechanical damage to the periphery of the centrum was controlled by a system of cracks that were formed subparallel to the bone surface in the peripheral few centimetres of the centrum (Fig. 6: pcr). They result in an exfoliation pattern of damage that indicate subaerial weathering of the bone before embedding. In places – especially on the ventral surfaces of the bone – the exfoliation was incomplete and some patches of substantia compacta are preserved. According to the

weathering stages as defined by Behrensmeyer (1978), this exfoliation (or flaking) corresponds to stage 2 and 3. This suggests a subaerial exposure of 2 to 8 years, assuming semi-arid tropical climatic conditions for the Balve area in Cretaceous times, similarly to that in present-day Kenya (compare also Behrensmeyer & Miller 2012). The estimate for subaerial exposure time of WMNM P82326 may be closer to the lower part of the range, as mechanical transport into the karstic fissure probably strongly increased the damage exerted to the bone's periphery. The internal structure of the bone, including the thin walls of the camellae which are in good condition, indicating that degradation by weathering did not affect the entire element before burial (therefore not reaching stages 4 and 5 of Behrensmeyer 1978). There is also hardly an indication of post-burial or excavational damage and in at least one place fine-grained sediment of the karstic fill still covers an exfoliated bone surface. The sediment also impregnated the camellae.

It is of interest to note, that the vertebrate material from Balve shows a broad range of pre-burial damage. This damage comprises strongly abraded and broken and (even though rarer), nearly pristinely preserved specimens, which indicates a variety of taphonomic histories for these elements. Such varying preservation qualities indicate that different degrees of fluvial transport wear were exerted on the skeletal remains prior to their final deposition within the cave system. Additionally, the exfoliation cracks on WMNM P82326 reveal that desiccation during prolonged subaerial exposure contributed to the taphonomic history. However, the broad variety in preservational states may not only be related to the transport distance. It could also be influenced by the number of transport phases which the material underwent before reaching the final burial place and by the capacity of the flows transporting them. Low capacity flows resulted in salient bedload transport with intermittent deposition during waning flow phases, while high capacity flows allowed floating of the components and higher transport distances during a single flow event.

Another karstic fill deposit in northwestern Germany revealing Lower Cretaceous vertebrate faunas was found at Brilon-Nehden (see discussion below). The preservation of associated skeletal elements referable to a single juvenile individual of *Iguanodon bernissartensis* (see Norman 1987), and the often fragmentary but largely unworn state of the bones indicates, that the taphonomic history in this locality did not involve extended transport phases. Instead, some bodies may have reached the cavern interior prior to full disintegration. Final trapping within the cave system terminated the transport history of the elements in all cases.

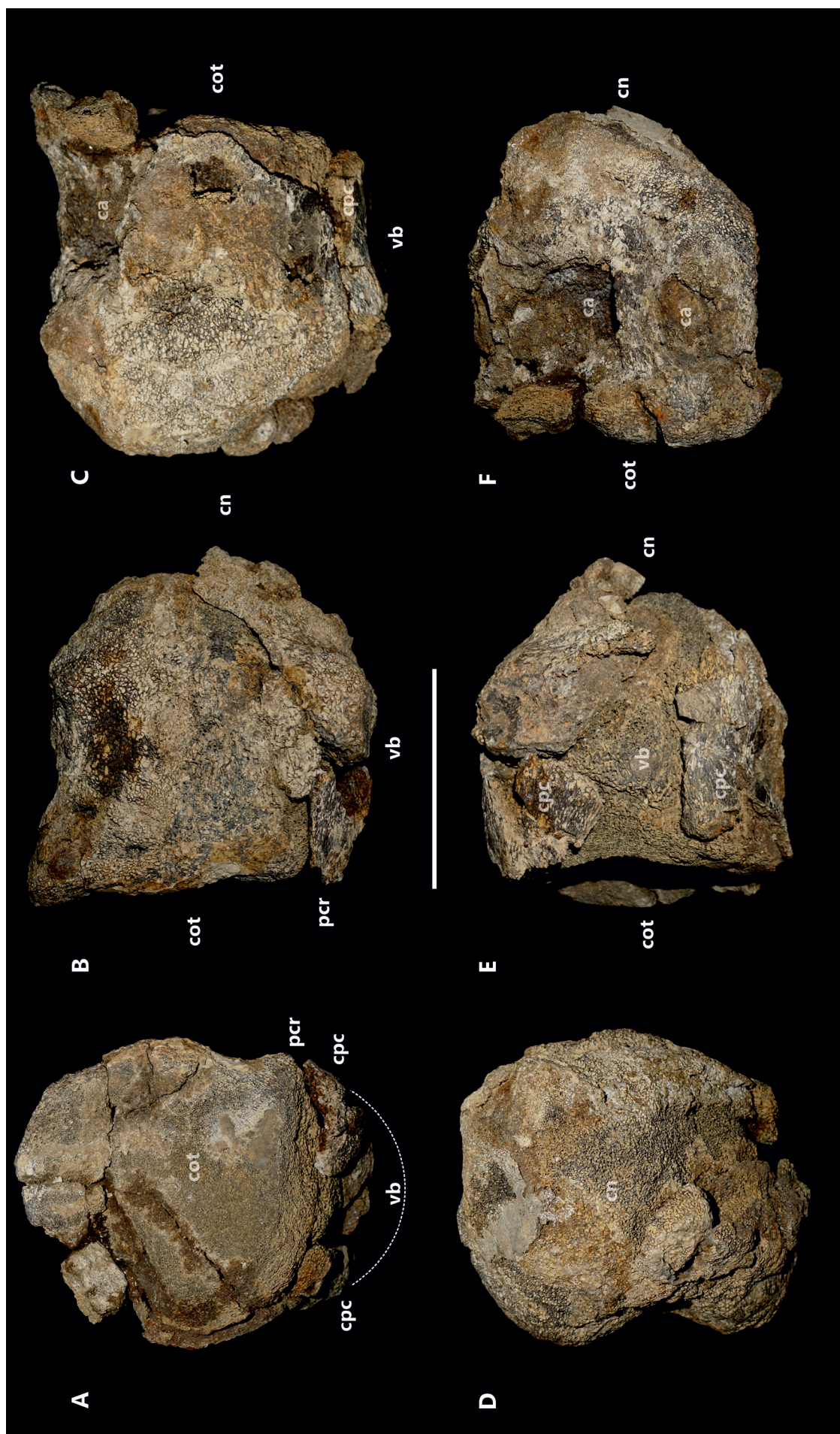


Fig. 6: *Ornithopsis? sp.*, WMNM P82326, fragmentary dorsal vertebral centrum, Balve cave deposits, Upper Barremian – Lower Aptian, Balve, in **A** posterior, **B** right lateral, **C** left lateral, **D** anterior, **E** ventral, **F** dorsal aspects. Abbreviations: ca – camara pneumatica, cn – condylus vertebralis cranialis, cot – condylus vertebralis caudalis, cpc – cotylus vertebralis caudalis, pcr – remains of substantia compacta, vb – ventral 'bulge'. The dotted line in A delimits the approximate outline of the reconstructed ventral 'bulge'. Lighting in B, E, F from lower right. Scale bar: 10 cm.

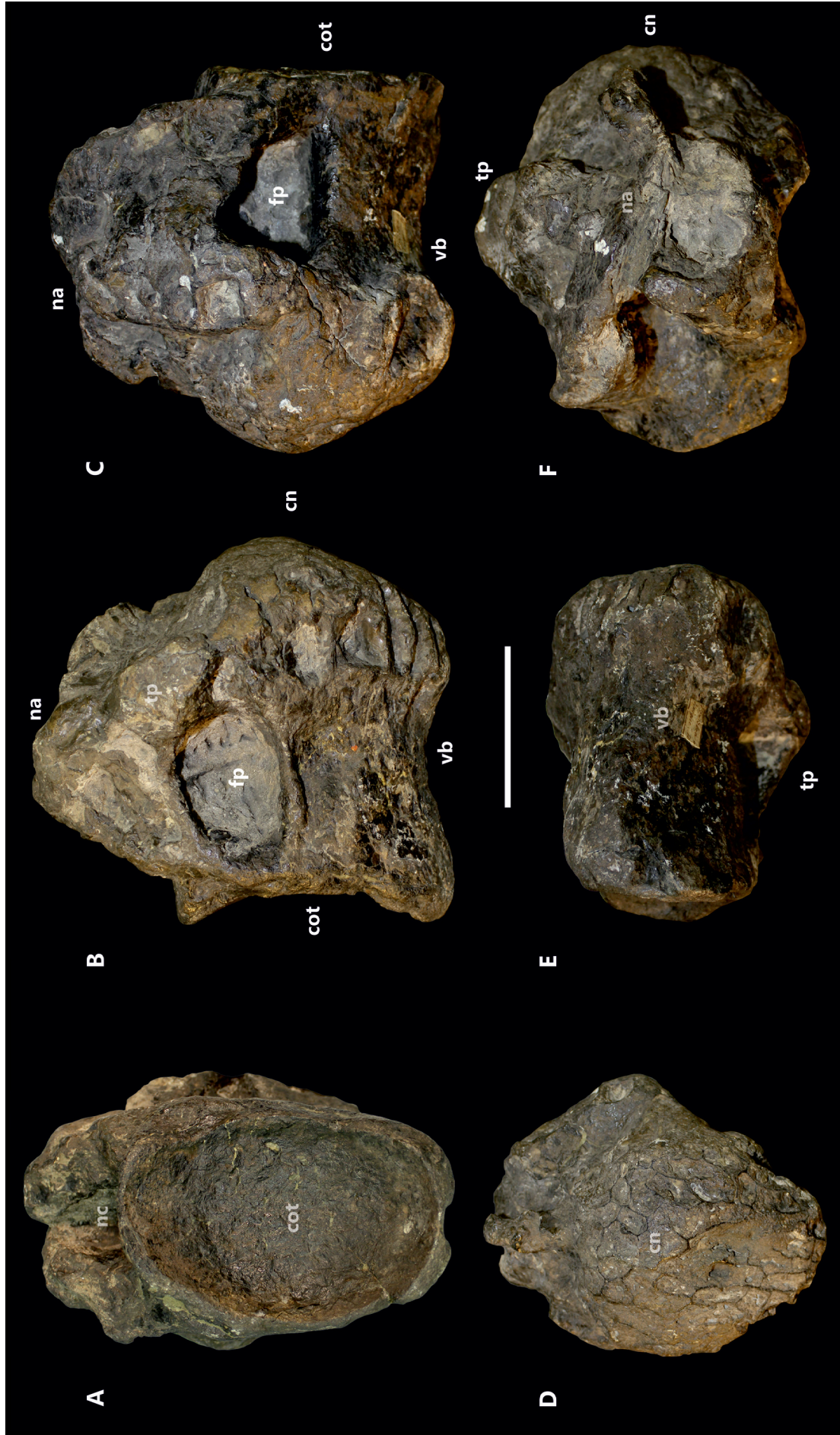


Fig. 7: *Ormithopsis hulkei* Seeley, 1870, NHMUK R28632 (holotype), dorsal vertebral centrum Wessex Formation, Lower Barremian, Isle of Wight, England, in **A** posterior, **B** right lateral, **C** left lateral, **D** anterior, **E** ventral, and **F** dorsal aspects. Abbreviations as in Fig. 6 and additionally: fp – foramen pneumaticum, na – neuropophysis, nc – neuralis, pt – processus transversus. Scale bar: 10 cm.

Palaeoelevation and palaeoenvironment of the northern Rhenish Massif in the Early Cretaceous

The Balve locality shares with the roughly contemporaneous dinosaur occurrences of Bernissart and Brilon-Nehden (Fig. 4) its formation as a sediment trap in an uplifted, exposed, karstified Palaeozoic carbonate platform. The Bernissart accumulation resulted from preservation in an open sink-hole lake (e.g. Martin et al. 2012; Quinif & Licour 2012), while the Brilon-Nehden (e.g. Huckriede 1982; Kampmann 1983; Oekentorp 1984; Schudack 1987) and Balve deposits (Lanser 2015) were formed in subterranean cave-fissure systems by fluvial processes.

However, while all current models support a terrestrial setting as source for the Lower Cretaceous biota from the Sauerland palaeokarst fillings, they considerably vary with regard to local palaeogeography and -topography.

There is consensus that the cavities were corroded within a specific lithofacies of Middle Devonian marine limestones (Massenkalk facies) that was – together with other mid-Palaeozoic strata – uplifted, folded and partially thrust into a belt of WSW-ENE trending anticlines and synclines during the Late Carboniferous Variscan Orogeny (Drozdowski et al. 2017). The central region of this fold belt, the Rhenish Massif, underwent considerable erosion during the Permian through Early

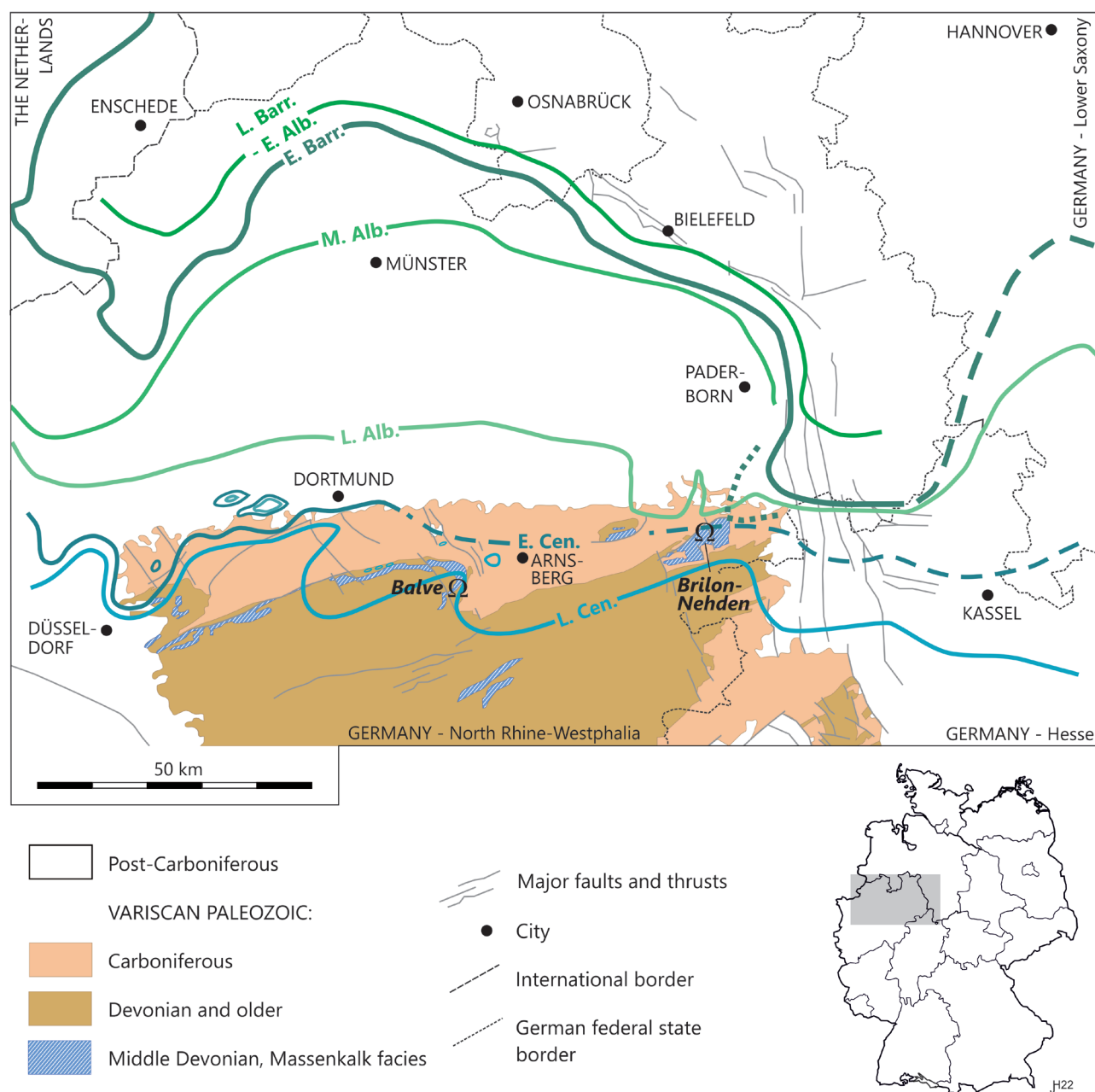


Fig. 8: Early Cretaceous regional palaeogeography of the northern Rhenish Massif and western Lower Saxony Basin. The dotted line of the Early Barremian coastline represents a possible short-term extension of marine influence to the northern reaches of the Brilon Anticline according to data from Ribbert & Skupin (2009). Transgression occurred in southward direction. Geological information by GEOportal.NRW (2022), palaeo-coastline data from Schott et al. (1967/69), Meiburg (1979), Schudack (1987), Mutterlose & Harding (1987), Friege et al. (1990), Mutterlose et al. (1995), Wilmsen et al. (2005), Kaplan (2008), Hoffmann & Mutterlose (2011), Püttmann et al. (2018).

Cretaceous interval, during which it was subjected to several episodes of subsidence and uplift. After moderate rates during the Early and Middle Jurassic, uplift slowed down during the Late Jurassic but continued throughout the Cretaceous (Büker 1997). Concurrently, linked to incipient opening of the North Atlantic and intense rifting in the North Sea Basin, the Lower Saxony Basin – forming the northern foreland of the Rhenish Massif – underwent strong subsidence and marine flooding (e.g. Betz et al. 1987, Mutterlose et al. 1995). Uplift in the south and subsidence in the north confined marine submergence between the Valanginian and Late Albian to a line about 60–100 kms north of the Sauerland localities. Only in the west (Alstätte Embayment) and the east (Egge Embayment, Hessian Depression) local subsidence centres allowed marine incursions as early as the Hauterivian-Barremian (Jaritz 1969; Mutterlose et al. 1995; Hoffmann & Mutterlose 2011; Fig. 8).

The palaeoelevation and -topography of the Sauerland area during the Lower Cretaceous, and especially during the Late Barremian / Early Aptian interval when the dinosaur-bearing deposits were formed, have been reconstructed to various models. Clausen et al. (1978) and Clausen & Leuteritz (1989) assumed an upland situation with the karstified, faster eroding limestones forming „highland valleys“ surrounded by slower eroding not karstified siliciclastics. Similar karst windows were envisaged by Hölder & Norman (1986). These authors emphasized the „close proximity“ of the Brilon-Nehden locality to the Barremian shoreline (Egge Embayment) and speculated about a „slowly flowing river“ as source of the karst fill sediments. They implied a relatively low palaeotopographic situation. None of the aforementioned authors suggested detailed palaeohydrological or speleogenetic models for the formation of the karst structures. However, Hölder & Norman (1986) and Lanser (2015) discussed a rapid base level rise connected to marine eustasy and crustal subsidence to explain the infill and preservation of allochthonous deposits within the caves.

Niggemann (2003) on the other hand pointed out that the observable facts can well be explained by generalized meteoric epigenic karst processes in an eroding upland setting, involving cave formation even below the base level by invoking bathyphreatic flow patterns (sensu Ford & Ewers 1978). According to this model, the necessary flow gradient was provided by an incising network of streams in the eroding Palaeozoic bedrock, resulting in a high local palaeotopographical relief.

Additionally, hypogenic karst formation was initiated by raising hydrothermal fluids during various episodes (Drozdowski et al. 1998, 2017; Götte & Richter 2003; Richter et al. 2014). Drozdowski et al. (2017) show that

there is clear evidence for intense hydrothermal karstification in the Mesozoic in the northern Rhenish Slate Mountains and also in parts of the Eifel Mountains. The deep formation of fissure- and hall-like cavities in the Devonian mass limestone also reached the palaeosurface in several places and led to the formation of sediment traps (sinkholes and sinking streams). Theoretically, the karst cavities may have formed by coastal hypogene speleogenesis at the contact of a freshwater aquifer with saltwater intrusion in a littoral setting as well (e.g. Mylroie & Carew 1995; Klimchouk 2017). However, there is no direct evidence for the latter scenario, while the deposition of terrestrial fossils clearly indicates an epigenic component in the formation of the cavities here of interest. Drozdowski et al. (2017) showed that the filling of karst cavities was not contemporaneous with the end of karstification. Rather, they document subsidence of the sediments in individual cases. Similar observations result from the excavation in Balve (pers. obs. AHS) and Brilon-Nehden (Schudack 1987), where the sediments after their deposition in the karst cavities partly slumped considerably. A progressive dissolution of the limestone in the underground at the time of deposition or afterwards therefore seems plausible.

The relationships of the Palaeozoic basement to transgressive Albian-Cenomanian deposits are better preserved in the Brilon-Nehden area than at Balve. The following considerations are thus mostly based upon data from the Brilon Anticline, hosting the Brilon-Nehden locality that is located about 50 km to the east of the Balve locality. The latter is assumed herein to have undergone a very similar geological history during the Cretaceous.

In contrast to earlier suggestions of a late Lower Cretaceous subsidence from circumstantial evidence, models of crustal uplift generally assume a slow but persistent uplift of the area throughout the Cretaceous (about 3.5 m*myr^{-1} , Büker 1997; see also Jaritz 1969; Karg 1998, Fig. 9). In order to assess the effective uplift rate (crustal uplift minus erosion rate), we superimpose here the crustal uplift gradient (expressed as uplift*time^{-1}) of Büker (1997) to the eustatic sea-level curve of Haq (2014). The intersection datum of the crustal uplift gradient as well as the effective net uplift gradient (expressed as $[\text{uplift-erosion}]*\text{time}^{-1}$) with the sea-level curve is provided by the onlap of coarse-grained near-shore deposits of Mid- to Upper Albian age onto the Palaeozoic basement of the Brilon Anticline (Wünnenberg and Kedinghausen beds, Hiss & Speetzen 1986, Ribbert & Skupin 2009). The second calibration point for the (maximum) effective net uplift gradient is given by the Early Barremian highstand that did not inundate the Brilon Anticline (e.g. Meiburg 1979; Hiss & Speetzen

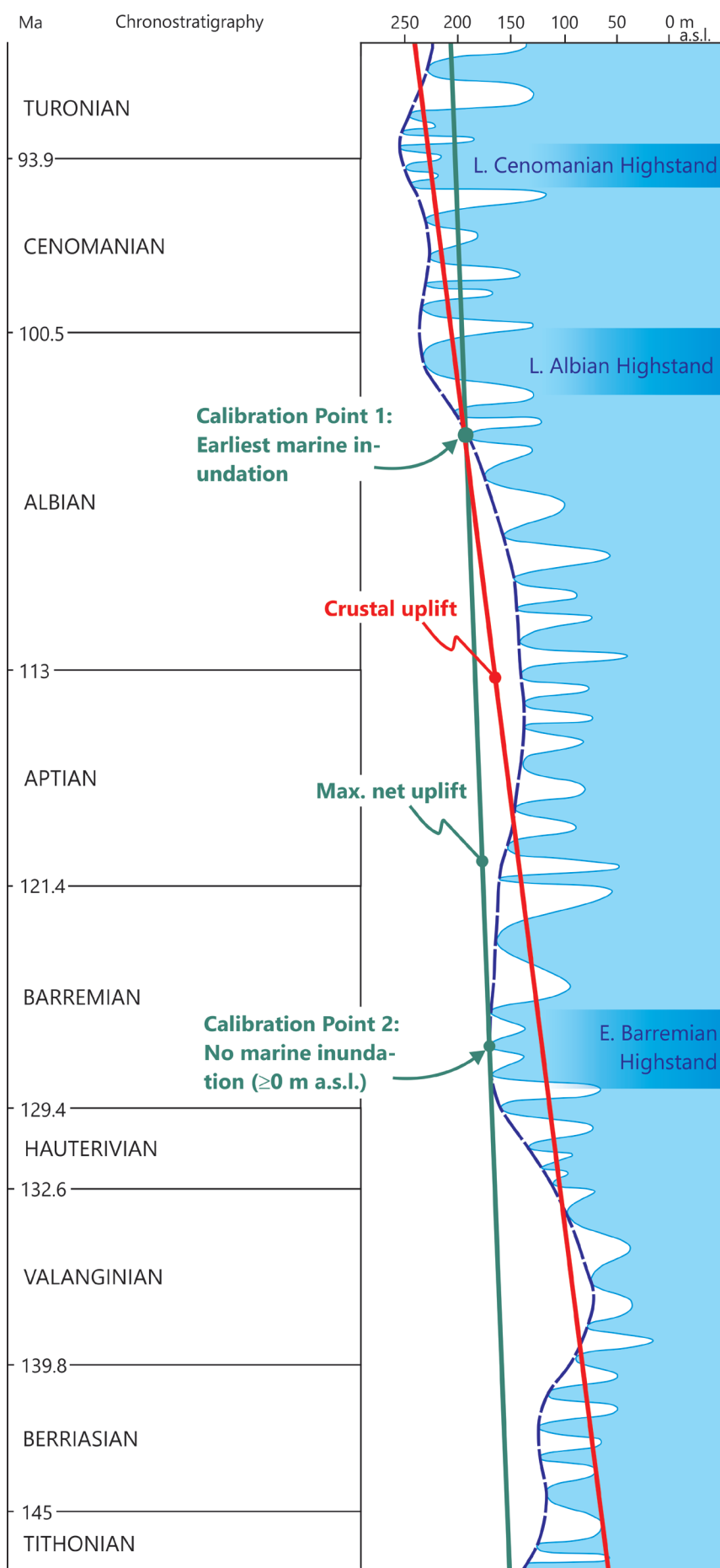
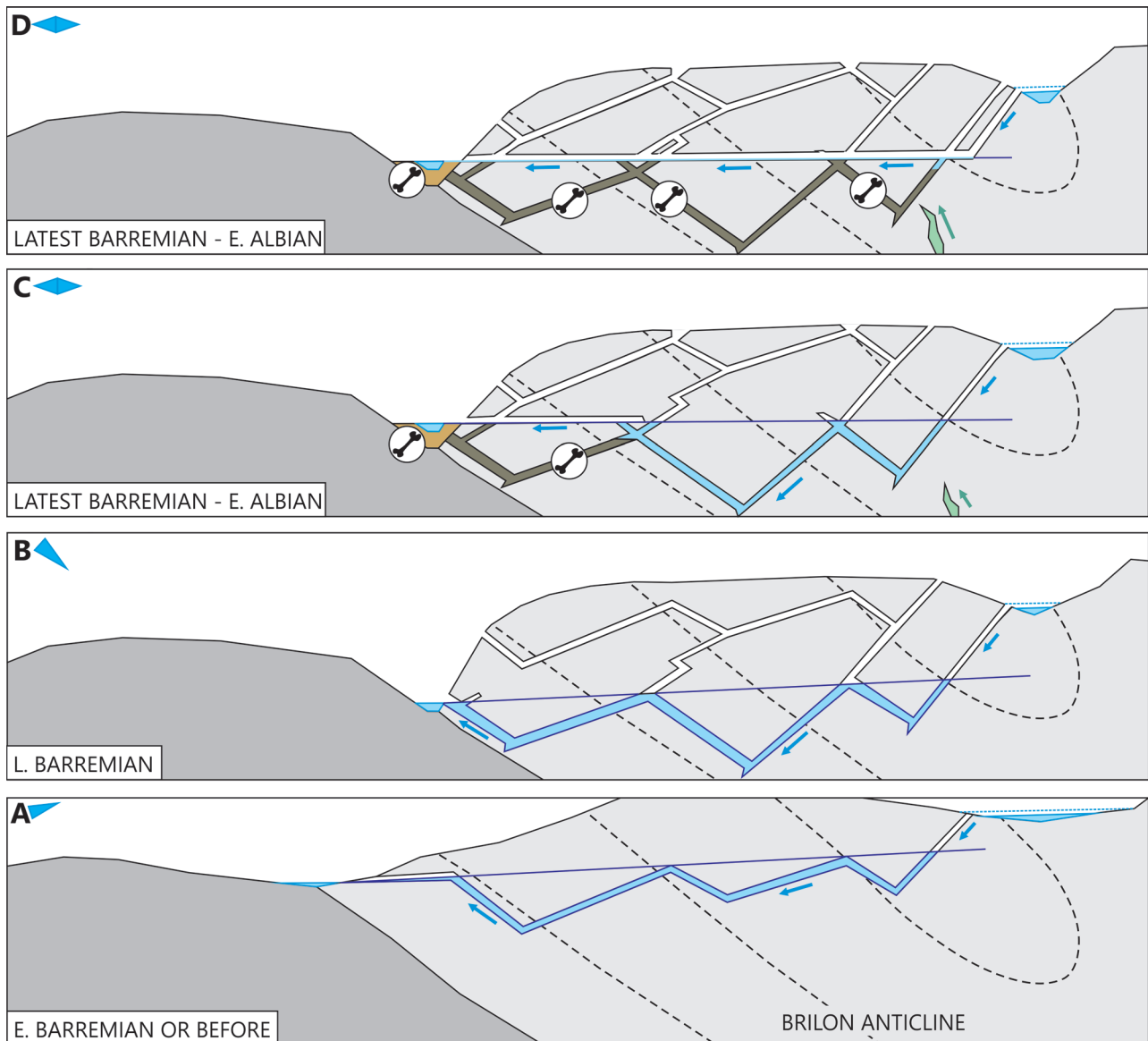


Fig. 9: Reconstruction of effective net uplift gradient and palaeotopographic history for the northern Brilon Anticline during the Early Cretaceous. Geological evidence indicates inundation (mean sea-level datum) of the Brilon Anticline twice, at the Barremian and Late Albian highstands, respectively (Ribbert & Skupin 2009). Net uplift and eustasy account for local baselevel fluctuations of 50 to 150 m during this interval. These are minima, assuming a position of the immediate northern foreland of the Brilon Anticline at sealevel during the Early Barremian. Palaeoelevation in the hinterland may have been substantially higher, especially at Balve that was only peripherally reached even by the Late Cenomanian transgression (see Fig. 8). Crustal uplift gradient after Büker (1997), eustatic sealevel curve from Haq (2014), adapted to absolute ages according to the International Chronostratigraphic Chart (version 2022/10). The altitude scale refers to meters above present day sea level (a.s.l.).

1986; Schudack 1987). Coarse-grained, plant-bearing, clastic deposits of Barremian-Aptian age, previously interpreted to represent a Barremian transgression in the area, have recently been interpreted to be fluvial in origin (Ribbert & Skupin 2009). They may have intercalated towards the north with similar beds that contain indicators of marine influence (glauconite grains and marine invertebrates, Ribbert & Skupin 2009), representing a distal coastal setting during the Barremian highstand. These considerations result in the estimation of the maximum effective net uplift rate to have been about 0.95 m*myr^{-1} during the late Early Cretaceous. This rate may have been in fact much lower or even negative, as the palaeotopographical altitude of the land surface of the Brilon-Nehden locality above the Barremian sea-level is unknown (for the model it is assumed to be zero as a minimum, almost certainly a too low value). Therefore, it gives only a minimum of thickness that has been eroded between the Barremian and Albian highstands. The same applies for the palaeoelevation estimates that can be read from the relationship of the effective net uplift gradient to the sea-level for the Late Barremian to Late Albian interval that provides only rough – and again certainly too low – minima for the palaeoelevation. The presence of a differentiated local topographic profile well into the Cenomanian is also evidenced by Lower Cenomanian marine karst fill deposits in the Brilon Anticline. These deposits demonstrate that parts of the anticline were not inundated before the maximum highstand of the Late Albian/Early Cenomanian transgression (Ribbert & Skupin 2009). A more structured relief of the Albian/Cenomanian transgressive surface on the southern onlap zone to the Rhenish Massif has also been demonstrated by Wilmsen et al. (2005). Earlier authors on the other hand suggested a ‘featureless’, very low-gradient erosive peneplain.

In accordance to the considerations by Drodzowski et al. (2017), we assume here a formation of the dinosaur-bearing deposits of Brilon-Nehden and Balve within a cave/fissure system that was composed by a combination of hypogenetic and meteoric processes and from an upland source through the Devonian carbonates to a lower fluvial base-level (Fig. 10). The karstification processes started possibly already during the Permian by hydrothermal fluids (Fig. 10A). An intensive phase of meteoric karst formation probably occurred when the sea-level began to drop rapidly after the Barremian highstand (cycles KBa4 to KAp2 according to the nomenclature by Haq 2014), which caused increased incision of the drainage system (Fig. 10B). At the lowest stage of sea-level the horizon of the preserved cave deposits at Brilon-Nehden may have been located at a minimum of about 100–120 m above sea-level, compared to 40–60 m

at the Barremian highstand (KBa1 to KBa3). According to the ‘four-state model of speleogenesis’ (Ford & Ewers 1978; Audra & Palmer 2015), cave systems were probably formed during this phase as bathyphreatic loops, that resulted in permanently water-filled conduits, reaching well below the base-level. Water flow in these conduits is maintained by hydrostatic pressure and may be episodic according to seasonal water supply. Drodzowski et al. (2017) reconstructed a similar hydraulic regime for the deposition of unfossiliferous sands, clays and fusite seams, presumably of Lower Cretaceous age, within the Rohdenhaus palaeo-cave (Wülfrath Anticline, western Rhenish Massif). Thick-bedded carbonates, such as in the Massenkalk facies (e.g. May 1987), foster the generation of bathyphreatic conduits (Ford & Ewers 1978). The subcircular cross-section of the subhorizontal fossil conduit in Brilon-Nehden (as far as known, Huckriede 1982, Norman & Hilpert 1987; Schudack 1987) supports such an interpretation as an originally fully water-filled cavity, as vadose (not completely water-filled) conduits commonly produce key-hole shaped cross-sections and canyons (e.g. Palmer 2003). At present the nearly vertical conduits exposed in Balve do not allow such an assessment. With the Early Aptian KAp2 cycle, the sea-level rose again by ca. 50 m (averaged over high-frequency cycles) and then quasi-stabilized at this level well into the Early Albian. As a reaction, the drainage system backfilled with fluvial terraces (Figs. 10C–D). The remnant, plant-bearing, coarse-grained Barremian-Aptian fluvial deposits identified by Ribbert & Skupin (2009) on the Brilon Anticline can be interpreted in this context. The relatively long-term stability of the base-level presumably transformed the cave-system into a water-table (vadose) cave at a higher level than the previous system. This led to horizontal intersection of the older bathyphreatic loops, which acted as sediment traps, accumulating clastic deposits and biogenic remains. These processes may have repeated within the baselevel amplitude during the prolonged timespan (c. 20 myr) of the Aptian through middle Albian, creating a multitude of cave system tiers. Vadose processes in conjunction with concordant hypogenetic hydrothermal karstification (Drodzowski et al. 2017) may have led to reworking, redeposition, and mixing of older cave-fillings through this period. Gravitational deformation of cave sediments may result from floor collapse by later karstification of a lower level (Schudack 1987, Drodzowski et al. 2017). Ongoing erosion in the source area probably reduced the transport distance from the surface to these sediment traps and fostered the accumulation of more complete vertebrate remains, as in the case of the iguanodontians from Brilon-Nehden (Norman 1987; Norman & Huckriede 1987). Variable grain-sizes and

**LEGEND:**

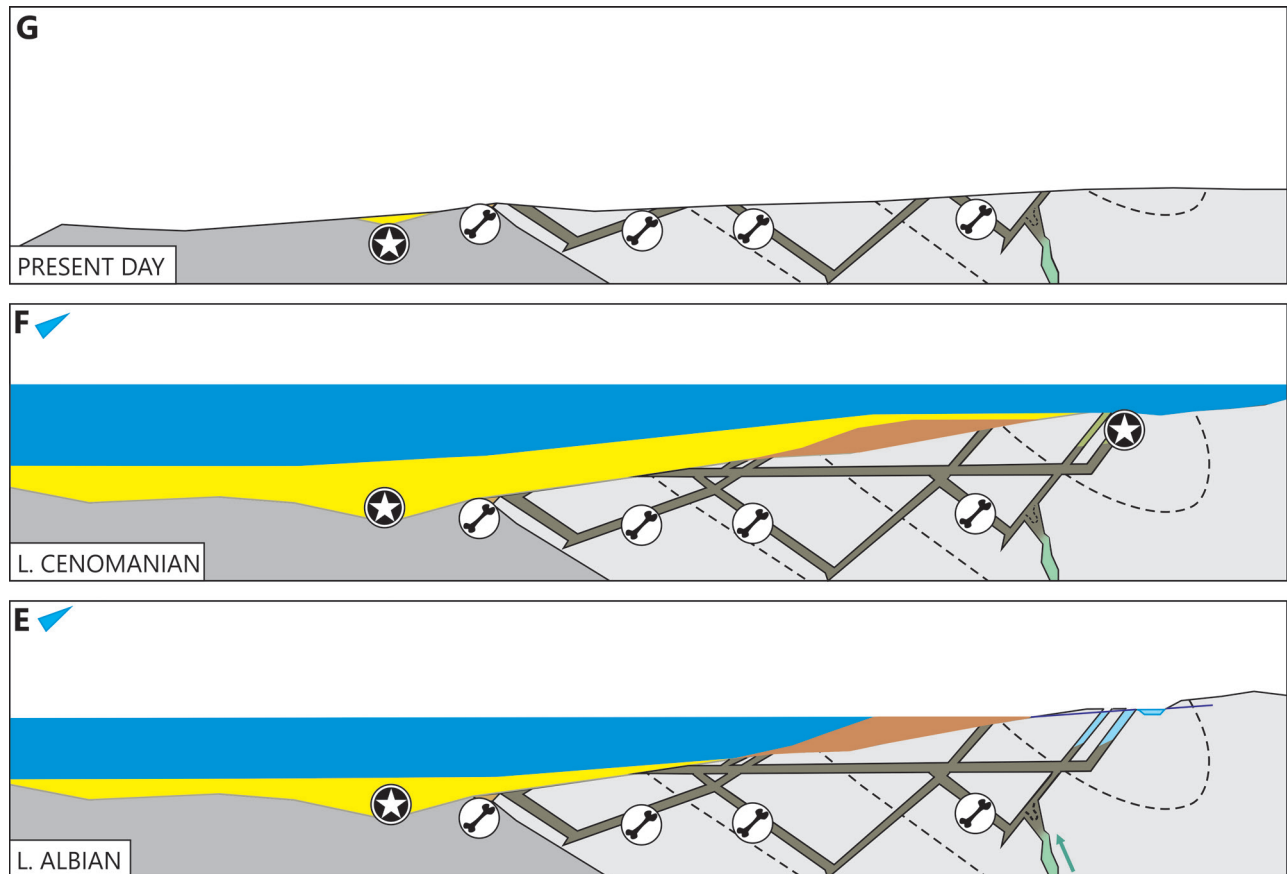


Fig. 10: Speleogenetic model for the Lower Cretaceous vertebrate lagerstätten in the Brilon Anticline. This is considered an analogue model for the Balve locality as in the latter bounding conditions are less well known, but the sedimentological and palaeontological evidences point to a similar mechanism. The model focus on meteoric processes as they played the main role in transport and deposition of the vertebrate remains. However, hypogenic hydrothermal karstification most probably also contributed to an unknown extent in speleogenesis (Drozdowski et al. 2017). Geological cross-section through the northwestern part of the Brilon Anticline in NW-SE direction (NW is to the left). **A** Cave systems existed already before the Barremian to an unknown extent and configuration. The Early Barremian highstand may have reached the foot of the Brilon Anticline (Ribbert & Skupin 2009, not shown). The cave systems may have already connected episodically an upper catchment area (right) through the karstified Massenkalk succession to the foreland (upper reaches of a foreland stream: left). **B** A significant drop in sealevel during the latest Barremian resulted in increased erosion of surface drainage systems and the creation of lower tiers of cave systems. Rapid baselevel drop and the Massenkalk lithology favours the formation of bathypneatic loops. **C-D** A moderate rise at the beginning and quasi-stabilisation of the sealevel further during the Aptian resulted in the sedimentation of fluvial deposits in the lower surface drainage systems (plant-bearing coarse sandstones, Ribbert & Skupin 2009, left) and the formation of open groundwater-table caves. The latter progressively cut off the bathypneatic loops that acted as sediment traps in which vertebrate and other fossil remains accumulated. Note that B to D may have repeated several times at a lower amplitude due to Aptian through Albian minor sealevel fluctuations. **E** The Late Albian transgression resulted in deposition of marine sediments in the foreland and of coastal sands in a littoral fringe. The southern part of the Brilon Anticline is still emerged. In the lower right, hypogenic karstification interferes with an older, filled cave system, resulting in local collapse and slumping of the cave deposits (note: this process could have happen at any time during phases of hydrothermal activity). **F** The Late Cenomanian transgression fully inundated the Brilon Anticline. Superficial karst fissures became filled with marine deposits (Ribbert & Skupin 2009). **G** Present-day situation after Cretaceous-Cenozoic uplift of the Paleozoic basement and erosion. Schematic and not to scale. Paleozoic basement geology after May (1987).

sediment composition (e.g. the presence of fusinites, Kampmann 1983; Lanser 2015; Uhl et al. 2019; personal observation AHS) reflect seasonal changes of discharge in accordance with a warm, wet/dry seasonal climate (e.g. Pelzer & Wilde 1987).

The formation of the hosting cave system and the sedimentary infill are therefore well explainable in the context of Barremian-Aptian sea-level changes, and does not require a specific phase of Lower Cretaceous subsidence of the area. The accumulation of the preserved cave sediments probably occurred mainly during the earliest Aptian, well within their biostratigraphically constrained age (Barremian-Aptian, e.g. Schudack 1987,

Lanser & Heimhofer 2013). All data, including palaeo-phytogeographic aspects (see below), are in accordance with a setting within an eroding upland at a palaeoelevation of up to several hundred meters.

Ongoing erosion levelled most of the Brilon-Nehden deposit, removing the upper tiers of the cave system until submergence by the Late Albian transgression. Some areas were emergent until the earliest Cenomanian (Figs. 10E-F). It is most likely that the Balve area underwent a very similar history but as it was probably not reached by the Late Albian transgression and only inundated by the Late Cenomanian highstand (e.g. Frieg et al. 1990; Kaplan 2008). Its Barremian/Aptian

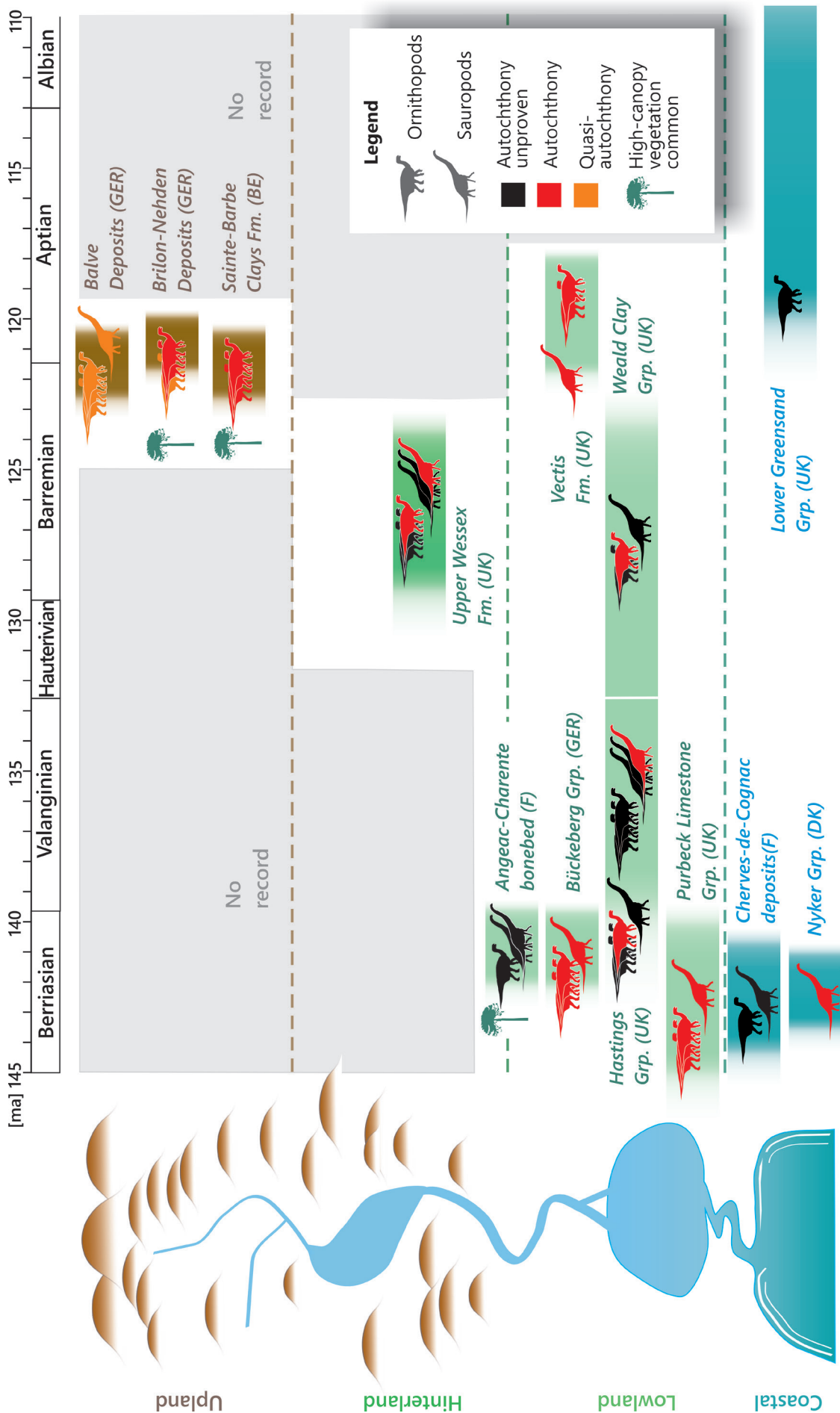


Fig. 11: Graphical overview of megaherbivorous dinosaur assemblages (ornithomipods and sauropods) in the Early Cretaceous of Central and Western Europe according to their respective palaeoenvironments. Number of icons in each occurrence illustrate the relative abundance (semi-quantitatively). Definition of palaeotopographical settings according to Table 1, details and data sources in Table 2; country abbreviations: BE – Belgium, DK – Denmark, F France, GER – Germany, UK – United Kingdom.

palaeoelevation can be assumed even higher than that of the Brilon Anticline, albeit calibration points for a quantification are wanting.

Cretaceous marine sediments were later removed from most of the area by the last, intensive, Neogene uplift (Büker 1997; Fig. 10G). The exposed Devonian limestones underwent additional phases of karstification following their ongoing exhumation – the latest during the Quaternary (e.g. Niggemann 2003; Richter et al. 2014).

The flora and fauna deposited in the Brilon-Nehden locality have been studied in much detail (e.g. Huckriede 1982; Kampmann 1983; Norman & Hilpert 1987; Norman 1987; Schudack 1987; Schultz & Noll 1987; Kunzmann 2007). The Balve biota are still under investigation but various faunal components have already been identified, including mammals, ornithopod, theropod, ankylosaur dinosaurs, pterosaurs, crocodyliforms, chelonians, salamandroid amphibians, and selachians (e.g. Lanser & Heimhofer 2013; Lanser 2015; Schwermann et al. 2018; Skutschas et al. 2020; Martin et al., 2020; 2021; Sachs et al. 2022, Schwermann pers. obs.). At present plant remains are restricted to fusite, palynomorphs (Lanser & Heimhofer 2013), wood fragments, and very rare seeds (pers. obs. AHS). The more abundant terrestrial flora in Brilon-Nehden is dominated by conifers and ferns, with a high admixture of aquatic to riparian plant taxa (especially water-ferns, lycopodiales, and characeans; Kampmann 1983; Kunzmann 2007; Schudack 1987; Schultz & Noll 1987).

Early Cretaceous megaherbivorous dinosaur palaeogeography in northwestern Europe

The Lower Cretaceous saw a major though gradual change in megaherbivore faunal composition from Late Jurassic sauropod communities being replaced by ornithopod-dominated communities (e.g. Bakker 1978; Benson et al. 2013). The global sauropod fossil record suffered a severe, ‘mid-Cretaceous diversity bottleneck’, potentially arising from various biological, geological, as well as statistical factors (Mannion & Upchurch 2011; Mannion et al. 2011; Benson & Mannion 2012). With a view on the subsequently reinvigorated titanosaur radiation during the latter part of the Cretaceous, a recent study by Cashmore et al. (2020) suggested three possible reasons to explain this bottleneck: (1) a reduction of terrestrial fossil preservation space due to sea level rise in the Lower Cretaceous, (2) ecological specificities and relatively high diagnosability of Upper Cretaceous taxa and/or (3) increased sampling of newly explored Upper Cretaceous sites with many previously unknown taxa.

The Upper Barremian in northwestern Europe is a favourable temporal interval and geographic realm

for the reconstruction of a palaeotopographical faunal palaeoelevation transect from the upland to near-coastal lowlands as it embraces three of the rare upland occurrences (Fig. 11). Upland deposits like those from Balve, Brilon-Nehden, and Bernissart are very rare in the fossil record and exceptional in the Lower Cretaceous. They give a glimpse into an important habitat from which otherwise only very sparse information is available. Palaeogeographically, the region comprises the landmasses of Anglia, Armorica, the Central European Rise with the London-Brabant, Rhenish and Bohemian Massifs, the Pompeckj Block, and southwestern Fennoscandia, as well as the epicontinental basins with partial limnic-terrestrial infill surrounded by them: e.g. the Wessex, Weald, and Paris basins, the Lower Saxony Basin, and the Danish-Polish Trough (e.g. Mutterlose 1997). The Berriasian through Barremian interval is mostly represented by lowland to coastal palaeoenvironments while post-Barremian strata are commonly shallow-marine in origin and terrestrial tetrapods occur therein only allochthonously.

To facilitate the assignment of the dinosaur communities here under consideration, palaeotopographical settings are subdivided into four broad categories from coastal to upland (Tables 1-2, Fig. 11). As limnic environments (*sensu lato*) provide the most common depositional systems containing the dinosaur fossils and water is the most ubiquitous transport agent, the palaeotopographical transect is defined along an idealized hydrological network from the source / upper catchment area to the discharge into the sea. While several environments may typically be associated with these settings (Table 1), such an association is in most cases not exclusive – and the judgement to which setting a specific occurrence can be assigned needs to result from a holistic analysis of the palaeogeographical and palaeoenvironmental situation. This is exemplified e.g. by the Brilon-Nehden locality, as the cave-deposits *per se* could have been formed in any palaeotopographical situation. Accordingly it was originally believed that the deposition took place in an upland environment (e.g. Clausen et al. 1978). A lowland setting was advocated later e.g. by Hölder & Norman (1986). As discussed above, the original interpretation of an upland setting is supported herein.

With regards to the palaeotopographical origin of the vertebrate fossils, it is of importance that fluvial transport results in a mixing of autochthonous, parautochthonous, and allochthonous skeletal elements. While the influx of parautochthonous and allochthonous elements accumulate along the course of a river (e.g. Behrensmeyer 1982; Wood et al. 1988), the admixture of allochthonous components from distant

Tab. 1: Definition of the palaeotopographical settings used in this work. Note that the associated environments are exemplary and often non-exclusive to a specific setting. A comprehensive assessment is necessary to refer a fossil occurrence to a palaeotopographical setting with confidence. See text for more details.

Palaeotopographical setting	Typical altitude above m.s.l.	Typical fossiliferous environments/deposits	Comments
Coastal	< 10 m	Foreshore and deltaic environments, shallow lagoons, coastal barriers, back barrier swamps, estuaries, strandplains, tidal flats, coastal sabkhas...	Evidence for marine influence present.
Lowland	0 to 10s of m	Lacustrine deltaic plains, lacustrine shallow lagoons, lower reaches of rivers (typically anastomosing or meandering) and associated alluvial plains, inland sabkhas...	No or only very sporadic evidence for marine influence present.
Hinterland	10s to 100s of m	Upper reaches of rivers (typically braided or meandering) and associated alluvial plains and inland lake deposits, distal zones of alluvial fans, inland lake marginal deposits...	Fluvial clastic deposits generally more immature than in the lowland, components may show signs of short transport distance. Upland environments were more closer than in the lowland, even if palaeoelevation was low (e.g. along graben margins). Taphocoenoses may contain higher shares of parautochthonous and allochthonous elements than in the lowland and upland. No evidence of marine influence present
Upland	100s of m and higher	Predominantly areas of non-deposition; preservation of sediments can occur within intramontaneous basins and high plateaus (high altitude rivers and lakes), proximal zones of alluvial fans, and karstic features as sinkholes, caves, and fissures...	Upper catchment of drainage systems – remains of terrestrial (non-flying) and aquatic organisms encountered in this setting can be considered quasi-autochthonous if other than gravitational transport mechanisms can be ruled out.

proximal environments may decrease to some degree in distal reaches of the fluvial system due to bedload transport fragmentation and degradation. Only floating transport might exempt the fresh carcasses from downstream destruction and bring a considerable amount of bodies even into marine offshore deposits. In a simplified concept, the highest relative amount of non-autochthonous remains accumulates in the hinterland reaches of streams where they mix with autochthonous remains in the catchment area prior to downstream reworking. Concurrently, due to the absence of a significant transport distance, skeletal remains in upland settings can be considered 'quasi-autochthonous', even if they show signs of intense local reworking, as in the Balve specimens. The simple model of downstream degradation of transported skeletal elements may be complicated by the presence of sediment traps – such as lake basins or karst fissure systems – along the course of the stream, that hamper the further downstream transport, and affected by pre- and intertransport taphonomical processes. These circumstances have to be considered with a view to the fossil record along a palaeotopographical gradient. Therefore, the best evidence for autochthonous presence of a certain taxon in the environment under study is the unequivocal identification of tracks. Second to this evidence are articulated and complete specimens or extraordinary preservation (e.g. soft tissue), but the role of pre-depositional carcass floating may be uncertain in these cases. Finally, the preburial and prediagenetic degradation of bones give an indicator of their exposure and transport history (e.g. Behrensmeyer 1978; Eberth 2015), but its significance at population

level is commonly not quantifiable on isolated or rare specimens.

With regard to the Lower Cretaceous of Europe, the autochthonous presence of sauropods in lowland to coastal habitats as non-dominant faunal constituents is documented for the Berriasian by track occurrences in Denmark (Bonde 2012), southern England (Ensom 2002a), and Germany (Hendricks 1981; Fischer 1998). With the exception of the Danish records, the abundant evidence of autochthonous iguanodontian ornithopod tracks demonstrates that they were already a quantitatively dominant group in the Berriasian-Valanginian (e.g. Woodhams & Hines 1989; Parkes 1993; Ensom 2002a; Pollard & Radley 2011; Hornung et al. 2012; Shillito & Davis 2019). Isolated skeletal remains of ornithopods, stegosaurs, and sauropods have been recorded also from Berriasian coastal deposits of southwestern France (Cherves-de-Cognac; Pouech et al. 2006; Barrett et al. 2016). Lowland deltaic deposits of the Hastings Group in southern England yielded a relatively diverse record of sauropod skeletal remains in the Valanginian part of the section (Upchurch et al. 2011). Partially articulated skeletons and soft tissue preservation (Mantell 1852; Upchurch et al. 2015) support an autochthonous origin. The Berriasian-Valanginian Ashdown Formation at the base of the Hastings Group represents a lowland-hinterland transitional fluvial environment and produced trackways which may have been left by sauropods. However further investigations are needed to confirm their origin (Jarzembowski et al. 2015; Shillito & Davis 2019). The late Berriasian/early Valanginian Angeac-Charente bonebed of southwestern France produced – among a diverse vertebrate fauna – many remains of sauropods, as well as stegosaurs and very

Tab. 2: Lower Cretaceous dinosaur localities of northwestern Europe with their stratigraphical age, palaeotopographical settings, occurrence of megaherbivorous dinosaurs, and high-canopy conifer trees. Symbols: '+' – presence (autochthony cannot be proven or improbable), 'A' – presence (autochthony can be demonstrated or is highly likely). See also Figure 11.

¹ Sauropod footprints occur only at the basal contact to the Wessex Fm. (White Rock Sandstone, Sweetman 2011).

² Material is considered quasi-autochthonous due to the proximity to the local hydrographic upper catchment area.

³ Fragmentary sauropod material (tooth) considered to be reworked from older deposits (Barrett 2021).

Locality / Occurrence	Age	Palaeotopographical setting	Dominant megaherbivorous dinosaurs		High-canopy conifers abundant	Primary sources herbivorous dinosaur diversity	Primary sources palaeoenvironment
			Ornithopoda	Sauropoda			
Purbeck Limestone Grp. (UK)	Uppermost Tithonian – Berriasian	Coastal/Lowland	A	A		Sarjeant et al. (1998), Wright (1998, 1999, 2005), Ensom (2002a, b), Ensom & Delair (2007)	Riboulleau et al. (2007)
Cherves-de-Cognac deposits (F)	Berriasian	Coastal/lowland	+	+		Pouech et al. (2006), Barrett et al. (2016)	Mazin et al. (2006), Pouech et al. (2015)
Nyker Grp. (DK)	Berriasian	Coastal		+		Bonde (2012)	Bonde (2012)
Bückeberg Grp. (GER)	Berriasian	Lowland	A	A		Lehmann (1978), Hendricks (1981), Fischer (1998), Lockley et al. (2004), Hornung et al. (2012)	Pelzer & Wilde (1987), Pelzer (1998)
Angeac-Charente bonebed (F)	Upper Berriasian	Lowland or hinterland	+	A	+	Allain et al. (2022)	Rozada et al. (2021)
Hastings Grp. (UK)	Upper Berriasian – Valanginian	Predominantly lowland to lowland/hinterland transition	A	A		Woodhams & Hines (1989), Parkes (1993), Upchurch et al. (2011), Norman (2011), Pollard & Radley (2011), Jarzembowski et al. (2015), Shillito & Davis (2019)	Radley (2006), Batten & Austen (2011), Shillito & Davis (2019)
Weald Clay Grp. (UK)	Hauterivian – Barremian	Lowland	A	+		Upchurch et al. (2011), Norman (2011), Pollard & Radley (2011)	Radley (2006), Batten & Austen (2011)
Upper Wessex Fm. (UK)	Upper Hauterivian – Barremian	Hinterland in the West, passing eastwards into lowland	A	A		Naish & Martill (2001b), Norman (2011), Lockley et al. (2014), Lockwood et al. (2014, 2021), Pond et al. (2014)	Sweetman & Insole (2010), Sweetman (2011), Radley & Allen (2012), Penn et al. (2020)
Vectis Fm. (UK)	Uppermost Barremian – Aptian	Lowland transiting upwards into coastal	A	(A) ¹		Radley et al. (1998), Norman (2011)	Radley et al. (1998), Sweetman (2011), Radley & Allen (2012)
Saint Barbe Clays Fm. (BE)	Upper Barremian – Lower Aptian	Upland	A		+	Norman (1980, 2012)	Dejax et al. (2007), Martin et al. (2012), Spagna et al. (2012), Quinif & Licour (2012)
Brilon-Nehden cave deposits (GER)	Upper Barremian – Lower Aptian	Upland	A		+	Norman (1987), Norman & Hilpert (1987)	Schudack (1987), this work
Balve cave deposits (GER)	Upper Barremian – Lower Aptian	Upland	A ²	A ²		Lanser (2015), Sachs et al. (2022), this work	This work
Lower Greensand Grp. (UK)	Aptian – Albian	Coastal/marine	+	? ³		Norman (1993), Barrett (2021)	Ruffell & Batten (1994)

rare iguanodontian ornithischians (Allain et al. 2022). The autochthonous presence of sauropods and stegosaurs is documented by tracks (Rozada et al. 2021). The palaeotopographical setting of Angeac-Charente is not fully assessed: While an earlier study suggested a coastal deltaic or estuarine environment (Benoit et al. 2017), the results of Rozada et al. (2021) do not support a marine influence. According to the latter, the local environment was a swamp or bog associated with a fluvial system, but the wider regional palaeotopographic context is missing. It may have belonged either to the lowland or hinterland palaeotopographic setting. Other than this, the hinterland and upland faunas

remain unknown for the Berriasian-Valanginian interval due to a lack of geological record.

While the Hauterivian dinosaur record of this region is generally poor, the Barremian shows a slightly different picture when compared to the occurrences of the Berriasian-Valanginian interval. The peak of sauropod abundance and diversity is reached in the fluvial hinterland environment of the Wessex Formation (Isle of Wight, England, Upchurch et al. 2011), and their at least partial autochthony is likewise evidenced by footprints (Pond et al. 2014). Sauropod fossils are accompanied by more abundant ornithopod skeletal remains and footprints (Naish & Martill 2001b; Norman 2011; 2014;

Lockley et al. 2014; Lockwood et al. 2014; Pond et al. 2014). Notably, sauropod footprints occur for the last time immediately at the boundary of the Wessex to the overlying Vectis Formation (Sweetman 2011), that marks the transition from a distal fluvial to a lowland lacustrine, and further on coastal-lagoonal environment (late Barremian transgression, e.g. Ruffell & Allen 2012). Ornithopod tracks remain abundant in the lowland-coastal strata of the lower Vectis Formation (Radley et al. 1998). Concurrently, sauropod bones, in contrast to those of iguanodontian ornithopods, are very rare in the lacustrine lowland environments of the contemporaneous Upper Weald Clay Formation (Sussex, England, Upchurch et al. 2011), and sauropod tracks are completely unknown from this unit. Finally, in the overlying shallow-marine Lower Greensand Group (Aptian-Albian) of southwestern England, sauropods are only represented by very fragmentary, most probably reworked, remains (Barrett 2021), while iguanodontian ornithopods are documented by a semi-articulated skeleton (Mantell 1834; Norman 1993), supporting short transport distance from the shore.

In this context, the material from Balve is especially remarkable as it represents the first direct proof of an upland habitat for sauropods. In all known Belgian and German upland deposits ornithopods dominate the dinosaur taphocoenoses, but theropods (Norman & Hilpert 1987; Lanser & Heimhofer 2013), as well as other tetrapods also form minor constituents. The semiaquatic and aquatic vertebrates (crocodyliforms, turtles, fishes) at Bernissart were at least partially autochthonous to the sink-hole lake, while the assemblages from the German localities are parautochthonous to allochthonous. If the dominance of ornithopod skeletal elements reflects a dominance of their biomass within the source ecosystem(s) remains uncertain as pre-burial taphonomical processes and autecological aspects are largely unknown.

In conclusion, sauropod distribution in the Lower Cretaceous of northwestern Europe, with regard to the autochthonous or parautochthonous records, show a shift during the Valanginian – Hauterivian interval from rare but widespread occurrences in lowland settings towards more abundant and diverse occurrences in hinterland to upland environments. While the clade probably retreated from coastal areas and lowlands, its distribution in hinterland/upland environments of the Upper Jurassic and lowermost Cretaceous cannot be evaluated due to a bias in the geological record. It therefore remains open if sauropods already occupied higher regions during this time and if their retreat from the coastal lowlands marks a shift or a reduction of habitat area. Remarkably, sauropods also form a rare

constituent of the latest Barremian/earliest Aptian Jehol biota from China (Wang et al. 2007). Most recently, it has been suggested that the Jehol assemblage thrived in a high-altitude mountainous setting (2800 – 4100 m palaeoelevation), with low annual mean temperatures (5.9 $\pm$ 1.7 °C) and freezing in winter (Zhang et al. 2021).

Upper catchment regions are massively underrepresented in the sedimentary record compared to lowland and coastal topographies, and non-marine environments shrank during the Early Cretaceous due to eustatic coastal onlap (e.g. Haq 2014). While the quantitative effect of the sea-level rise on the sauropod record is difficult to assess, the absence (Vectis Formation) or rarity (Weald Clay Group) of sauropods in well-sampled, non-marine lowland deposits suggest that ecological preferences indeed played a role. Insufficient preservation potentials of hinterland deposits may mask a higher abundance and diversity of sauropods than preserved in the known fossil record, exacerbating the perception of a Lower Cretaceous diversity bottleneck (Mannion & Upchurch 2011). The current dataset, however, is probably a result of multiple biological, geological as well as statistical factors (Mannion et al. 2011, Benson & Mannion 2012).

Trophically driven habitat segregation in Lower Cretaceous megaherbivorous dinosaurs?

The presence of sauropods in Berriasian-Valanginian lowland habitats of England and Germany, together with abundant ornithopod occurrences, support the hypothesis by Tennant et al. (2017) that major faunal transitions near the Jurassic/Cretaceous boundary were fundamental but gradual and occurred regionally at a variable pace. In contrast to sauropods, the abundance of iguanodontian ornithopods in the Belgian and German upland as well as in the lowland deposits of the English Wealden Supergroup indicates that ornithopods were obviously more widespread.

A potential explanation of this pattern may be found in the strong reduction of ground- to medium-canopy browsing sauropod clades (especially non-rebbachisaurid diplodocoids) at or shortly after the Jurassic/Cretaceous boundary in northwestern Europe – either caused by competition with ground to medium-canopy browsing ornithopods, or by other reasons. Aside from the possible exception of *Haestasaurus becklesii* (Mantell, 1852), the exact phylogenetic position of which is not yet resolved (it was recovered as a basal eusauropod by Mannion et al. 2019, a potential diplodocoidean or alternatively a turiasaur by Gomez et al. 2021), the still undescribed turiasaurs from Angeac-Charente (Allain et al. 2022), and the potential rebbachisaurid *Xenoposeidon prononeukos* Taylor & Naish, 2007 (see Taylor

2018), sufficiently preserved sauropod remains from the Berriasian-Late Hauterivian interval of northwestern Europe are exclusively referable to the Titanosauriformes. In contrast to the low-browsing groups that vanished from the European record near the Jurassic/Cretaceous boundary, basal titanosauriforms were typically medium- to high-canopy browsing (e.g. Stevens & Parrish 2005, Whitlock 2011, Tütken 2011). Therefore, they stood not in a direct trophic competition to iguanodontian ornithomorphs, although an overlap may have existed in subadult individuals.

An exception with a rare fossil record are low-browsing rebbachisaurid sauropods, that coexisted with ornithischians and titanosauriform sauropods probably in the Berriasian-Valanginian of England, and in the Barremian-Aptian of Croatia, Spain and England (Dalla Vecchia 1998, Torcida Fernández-Baldor et al. 2011, Upchurch et al. 2011, Taylor 2018). The identification of *Xenoposeidon prononeukos* as a potential basal rebbachisaurid questioned the widely-held assumption that this group is of Gondwanan origin (Taylor 2018). It may have radiated in Laurasia and only later in the Early Cretaceous migrated into Gondwana. In England and Spain, they occurred in lowland environments (Ashdown Formation, Berriasian-Valanginian) and fluvial hinterland deposits (Castrillo de la Reina Formation [Clemente 2010] and Wessex Formation, Barremian-Aptian). How long this co-existence with low- to mid-canopy browsing non-sauropod megaherbivores prevailed is unknown due to the overall rarity of sauropod remains in younger strata.

Other late Lower Cretaceous and Upper Cretaceous sauropods from Europe, however, belong exclusively to high-browsing clades (see also Poropat et al. 2022). As indicated by their presence in the Barremian-Aptian upland locality of Balve, the decreasing abundance of sauropods in lowland settings during the Early Cretaceous may reflect a habitat change during this interval. While increased trophic competition from ornithischians may have affected most ground- to medium-browsing sauropod clades, the distribution of high-browsing sauropods was potentially influenced by shifts in the distribution of high-canopy vegetation at this interval. Again, the data are sketchy, but lowland floras from the early Lower Cretaceous of Germany and England (e.g. Schenk 1871; Seward 1894, 1895; Watson 1969; Oldham 1976; Riegel et al. 1986; Watson & Batten 1990; Seward 1992; Watson & Harrison 1998, 2001; Watson & Alvin 1996, 1999; Pelzer 1998; Coiffard et al. 2007; Austen & Batten 2011; Pott et al. 2014; Pott 2019; Uhl et al. 2019) show a marked rarity of araucariacean conifers, trees that typically provide high-raising canopies.

Plant communities of these floras comprise – aside from herbaceous pteridophytes and equisetals – low- to mid-canopy taxa like „tree-ferns“, cycadales, bennettitales, and ginkgophytes. A number of conifer taxa are likewise abundant, especially in England. However, their habitus is largely unknown, and it remains uncertain if they belonged to the mid-canopy or high-canopy level. In contrast, various remains of araucariaceans (*Araucaria carolae* Kunzmann, 2007) are known from the upland locality of Brilon-Nehden. They appear together with *Pinus* sp. and *Taxus* cf. *jurassica* Florin, 1958, as well as various cupressaceans, *Brachyphyllum* sp. – a conifer of unknown habit that occurs also in lowland floras – and various pteridophytes, cycadales, lycopodiales, characeans, and possibly ginkgophytes, angiosperms and ascomycetes (Huckriede 1982; Grebe 1982; Kampmann 1983; Wilde & Goth 1986, 1987; Schultz & Noll 1987; Goth & Wilde 1990; Kunzmann 2007). The presence of araucariaceans at Brilon-Nehden is also in accordance with their present-day preference of higher altitudes (Hill & Brodribb 1999; Kershaw & Wagstaff 2001; Ledru & Stevenson 2012) and other reconstructions of their palaeophytogeography (e.g. Volkheimer et al. 2011). Similarly to Brilon-Nehden, araucariacean and pinacean conifers have been identified in the surroundings of the upland Bernissart locality (Dejax et al. 2007). There are currently no diagnostic macrofloral remains known from the coeval Balve locality (Schwermann et al. 2018).

It is therefore plausible to assume that at least species of *Araucaria*, and possibly also *Pinus*, provided emergent canopies in the uplands of northwestern Europe, suitable for high-browsing sauropods but out of reach – to our current knowledge – for ornithomorphs (see also Gee 2011). The latter, as well as juvenile sauropods, foraged on the low- and mid-canopy levels that grew as underbrush beneath the emergent conifers. The ubiquity of the latter levels from coastal to upland habitats allowed such low- to mid-level browsers a wider habitat range that was obviously of advantage to the iguanodontian radiation. The high-browsing sauropods in turn occupied an exclusive trophic niche. This niche – in a poorly sampled habitat – gave Cretaceous titanosauriforms an ample ecospace to diversify into the highly successful titanosaurian clade that existed probably globally alongside other megaherbivorous dinosaurs well up to the K/Pg-boundary (e.g. Vila et al. 2012; Poropat et al. 2022).

In many basal Cretaceous lowlands high-canopy vegetation may have been rare or absent (e.g. reconstruction of the German Berriasian flora in



Fig. 12: Reconstruction of the taphonomical processes involved in the vertebrate accumulation in upland cave deposits of Balve and Brilon-Nehden. A titanosauriform sauropod (*Ornithopsis?* sp.) observes a small stream that drains an outcrop of karstified Paleozoic carbonates following a rainstorm at the end of the wet season. The stream plunges into a karst crevice, carrying with it the disarticulated remains of a sauropod skeleton, scattered at the surface. The bones were transported within the fissure according to their mass and shape properties and deposited at various sediment traps. The water table in the fissure is still high from the previous wet season, but might drop in the subsequent dry season. Renewed flow intensity in the subsequent rainy season will partially remobilize the bones and add to their taphonomic wear, until they will be finally buried in sediment traps deeper in the fissure system. Illustration by Joshua Knüppe, 2022.

Pelzer 1998). This might have restricted the presence of large sauropods to migratory phases and could explain their rare autochthonous record. Notably in this context, the rich, mainly turiasaur, sauropod remains of Angeac-Charente are associated with an abundance of the araucariacean *Agathoxylon* sp. (Rozada et al. 2021). Similarly, the high-browsing titanosauriform *Sauroposeidon proteles* Wedel, Cifelli & Sanders, 2000 is closely associated with the high-canopy cheirolepidiacean conifer *Frenelopsis ramosissima* Fontaine, 1889 in the Aptian of Texas, USA (see Axsmith & Jacobs 2005, Winkler et al. 2013). Furthermore, the diversity and abundance of sauropods in the hinterland Hauterivian-Barremian Wessex Formation indicates that these relationships may have been more complicated in reality, including the (at least temporary) establishment of mid-level browsing rebbachisaurid sauropods alongside iguanodontians. However, it needs to be taken into consideration that the fluvial facies of the Wessex Formation probably contains a mixture of autochthonous and allochthonous remains which partly derived from higher catchment areas.

Mannion & Upchurch (2010) found statistical support for the hypothesis that titanosaur sauropods which gradually replaced non-titanosaurian sauropods in the fossil record from the Lower Cretaceous onwards, had a strong preference for inland habitats. This contrasts to the preference for coastal habitats found in non-titanosaurian sauropods by these authors. Most interestingly, the statistical signal blurred in the phylogenetical transition from macronarians through titanosauriforms to titanosaurs, indicate a gradual shift of habitat preference along this phylogenetic trend. This shift took place from the latest Jurassic to the end of the Lower Cretaceous. The finds from Balve seem to indicate that part of this transitional process may be masked by a sampling bias in palaeotopographic upland regions. Titanosaurs were high-canopy browsers whose anatomy might have enabled them to adopt a tripodial stance to increase their vertical browsing-range (Carrano & Wilson 2001, Mannion & Upchurch 2010). In doing so they could establish an exclusive trophic niche that allowed them to flourish well until the end of the Cretaceous alongside ornithischian megaherbivorous dinosaurs. If the strong preference for inland

habitats was exclusively linked to the distribution of high-canopy vegetation during the Late Cretaceous, or other factors were involved in their habitat preferences, needs to be assessed by more detailed future studies.

Palaeoclimatic aspects

Based on data from the marine realm, Kemper (1987) discussed distinct cold phases during the Early Cretaceous, linked to the influx of cold currents of Arctic origin into the southern North Sea and Lower Saxony Basins. While origin, severity, extent, and consequences of these marine cool phases are a matter of ongoing discussions, more recent research has supported their existence (see reviews e.g. by Ladant & Donnadieu 2016; O'Brien et al. 2017; Huck & Heimhofer 2021). These climatic fluctuations are traceable by a multitude of proxies from the marine realm. However, their effects on and correlation with climate changes in the terrestrial realm are challenging. Most palaeoclimatic reconstructions for the terrestrial Early Cretaceous of western Europe indicate a long-term "stable" warm, wet/dry seasonal climate of varying humidity from the late Berriasian onwards (e.g. Pelzer & Wilde 1987; Allen 1998; Wright et al. 2000; Haywood et al. 2004; Sweetman & Insole 2010; Batten 2011). However, phases of reduced humidity have been recorded, corresponding to cold sea-water episodes, e.g. in the late Early Valanginian (Sladen & Batten 1984), and in the Late Barremian/Early Aptian (Ruffell & Batten 1990). The latter was probably interrupted in the earliest Aptian by an episode of short-term sea surface warming (e.g. Wilkinson 2011; Huck & Heimhofer 2021), linked to increased humidity in terrestrial realms of northwestern Germany (Batten & Li 1987).

A vertical zonation of plant communities in the Barremian (that may be considered an example of "typical" Early Cretaceous NW European regional climate) is also supported by the results of palaeoclimatic modelling (Haywood et al. 2004). The model predicted a higher amplitude of annual surface temperature variation for the uplands of the Central European Rise (18°C to 34°C) than for the lowlands of the Wealden and Wessex Basins (22°C to 30°C). Concordantly, average precipitation was lower in the winter months in the uplands than in the basins, but slightly higher in the summer months.

Precipitation-evaporation ratios were positive in mountainous regions while negative in basins. Run-off rates are higher and perennial in elevated areas (0.5–1 mm/day), while lower elevations may have had no run-off due to the high evaporation rates. The model supports an interpretation as a “flashy” precipitation regime (Haywood et al. 2004), with seasonal alternations of dry phases – coupled to frequent thunderstorms and wildfire incidence – with intense high-precipitation events. This is in accordance with the sedimentary and taphonomical record. Seasonal droughts are also indicated for the uplands by abundant charcoal in cave-fill sediments (e.g. Drozdowski et al. 2017, Uhl et al. 2019). Increased aridity at the Barremian-Aptian boundary (Ruffell & Batten 1990, Allen 1998) may have shifted the climatic conditions further in favour of araucariacean forests on the Rhenish Massif upland (compare Abbink et al. 2004).

The co-occurrence of the ornithischians *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus atherfieldensis* in lowland (S-England) as well as in upland (Bernissart, Brilon-Nehden) localities indicates a degree of euryecology in these taxa. This may have been achieved either by broader habitat tolerance of the ornithopods or by seasonal migrations. Due to a lack of data and stratigraphic resolution, the potential effects of short-term climatic perturbation on ornithopod and sauropod communities near the Barremian/Aptian boundary and their habitats in northwestern Europe cannot be resolved at the moment. According to Chiarenza et al. (2022) an increased aridity may have been beneficial for sauropod diversity. However, as the purported high-altitude, low temperature environment of the Jehol assemblage (Zhang et al. 2021) may indicate, both clades could have diversified into a very broad range of palaeoecological and palaeoclimatic boundary conditions.

Conclusions

The currently known sauropod material from Balve incorporates a dorsal vertebral centrum and a manual ungual phalanx (Figs. 5–6). The dorsal centrum exhibits potential synapomorphies with the enigmatic genus *Ornithopsis*, which allow a probable assignment to a titanosauriform. These specimens represent the stratigraphically youngest sauropod record from Germany.

The Balve material bears further significance as it represents the only known direct record of this clade from an upland environment in Europe. A review of geological and speleogenetic models for the region during the Lower Cretaceous supports the hypothesis that the palaeoelevation in this upland reached several hundred meters above sea level (Figs. 9–10). Taphonomic signatures indicate prolonged surface exposure and various stages of wear

by water transport for at least some of the dinosaur bones (including the herein described sauropod vertebra). The remains were finally deposited in sediment traps in a karst cave or fissure system (Fig. 12). Sedimentary features and stratigraphical data indicate episodically changing flow intensities that may be coupled to intermittent transport of skeletal elements and flooding of the caves during wet seasons.

The available data suggest a retreat or shift of sauropod habitat range from coastal plains and lowlands to hinterland and uplands in northwestern Europe during the Early Cretaceous (Fig. 11). It is hypothesized that this was linked to replacement of low- and mid-level browsing sauropods (e.g. many diplodocoideans) by iguanodontian ornithopods towards the Jurassic-Cretaceous boundary, although rebbachisaurid sauropods may have been successful as low-browsers into the Early Cretaceous. In contrast, high-browsing titanosauriform sauropods had less to no overlap in the trophic niche with the ornithopods. This facilitated a sympatric coexistence. However, their range was dependent on high-canopy forming vegetation that was probably more abundant in uplands. The previously observed ‘mid-Cretaceous bottleneck’ in sauropod diversity may therefore be a result of partial extinction combined with a sampling bias, as the preservation of quasi-in-situ upland faunas is very exceptional.

It may be cautioned to expand these regional observations to global sauropod diversity patterns, even if they appear to fit global models (e.g. Mannion & Upchurch 2010). Two examples may illustrate potential contradictions:

(1) the radiation of rebbachisaurids indicates that some low-browsing sauropods occurred in Europe concordant to the ornithischian radiation, and successfully expanded into other continents at least into the Turonian (Taylor 2018, Poropat et al. 2022).

(2) trackway data from Portugal (Santos et al. 2015) indicate the presence of non-titanosauriforms in Albian coastal plain settings in Iberia. Possible explanations may include – among others – a regional rather than of global nature of faunal changes, underestimated paleoecological diversity across the clades investigated, or a lack of recognition of migratory behaviours.

Finally, from a statistical point of view, the historical research intensity provided a substantial share of data input from northwestern Europe to global datasets of Lower Cretaceous diversity models that may result in a skew towards an over-representation of data points from this area and period.

The excavations at Balve are still ongoing and additional sauropod remains can hopefully be found in the next years which may support and/or supplement the results of this study.

Acknowledgments

The excavations in Balve have been taking place since 2002 with the permission of Lhoist Company. AHS expresses his sincere thanks for the pleasant cooperation and the active support by Lhoist. Klaus-Peter Lanser (formerly WMNM), numerous preparators and students carried out the excavations in 2002–2016. Since then, AHS has continued them with the help of preparators, student volunteers and trainees, apprentices, and volunteers. They are thanked for their great contribution to the successful excavations of recent years. JJH thanks his wife, Anna Hornung, for ongoing support, enabling the fast completion of the manuscript. The authors thank Susannah Maidment (NHMUK) for taking and providing the photographs of fossil NHMUK R28632 for this paper. We would like to thank Joschua Knüppe for preparing the illustrative reconstruction of the taphonomic history. In Bonn, the preparation of the sediment samples from Balve is supported by a project of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG project MA 1643/26-1).

Last but not least, we thank two peer reviewers, Paul Barrett (NHMUK) and Femke Holwerda (Royal Tyrell Museum, Drumheller, Canada) for their thoughtful reviews and comments, and Rico Schellhorn for the editorial handling of the manuscript.

References

- Abbink, O.A., Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. & Visscher, H. 2004. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic – Lower Cretaceous: concepts and framework. – *Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw* 83(1): 17–38.
- Allain, R. & Aquesbi, N. 2008: Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. – *Geodiversitas* 30(2): 345–424.
- Allain, R., Vullo, R., Rozada, L., Anquetin, J., Bourgeois, R., Goedert, J., Lasseron, M., Martin, J.E., Pérez-García, A., Peyre de Fabregues, C., Royo-Torres, R., Augier, D., Bailly, G., Cazes, L., Despres, Y., Gaillieue, A., Gomez, B., Goussard, F., Lenglet, T., Vacant, R., Mazan, P.L., Tournepiche, J.-F. 2022: Vertebrate paleodiversity of the Early Cretaceous (Berriasian) Angeac-Charente Lagerstätte (southwestern France): implications for continental faunal turnover at the J/K boundary. – *Geodiversitas* 44(25): 683–752.
- Allen, P. 1998: Purbeck-Wealden (Early Cretaceous) climates. – *Proceedings of the Geologists' Association* 109: 197–236.
- Audra, P. & Palmer, A.N. 2015: Research frontiers in speleogenesis. Dominant processes, hydrogeological conditions and resulting cave patterns. – *Acta Carsologica* 44(3): 315–348.
- Austen, P.A. & Batten, D.J. 2011: Plant Megafossils. In: Batten, D.J. (Ed.): *English Wealden Fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 14*, 596–642. London: The Palaeontological Association.
- Axsmith, B.J. & Jacobs, B.F. 2005: The conifer *Frene-lopis ramosissima* (Cheirolepidiaceae) in the Lower Cretaceous of Texas: Systematic, biogeographical, and paleoecological implications. – *International Journal of Plant Sciences* 166(2): 327–337.
- Bakker, R.T. 1978: Dinosaur feeding behaviour and the origin of flowering plants. – *Nature* 274: 661–663.
- Barrett, P.M. 2021: Dinosaur material from the Lower Greensand Group of Upware, Cambridgeshire, and the age of 'Wealden' vertebrates from the 'Bedfordshire Straits'. – *Proceedings of the Geologists' Association* 132(4): 497–505.
- Barrett, P., Pouech, J., Mazin, J.-M. & Jones, F.M. 2016: Teeth of embryonic or hatchling sauropods from the Early Cretaceous (Berriasian) of Cherves-de-Cognac, France. – *Acta Palaeontologica Polonica* 61(3): 591–596.
- Batten, D.J. 2011: Wealden Geology. In: Batten, D.J. (Ed.): *English Wealden Fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 14*, 7–14. London: The Palaeontological Association.
- Batten, D.J. & Austen, P.A. 2011: The Wealden of South-East England. In: Batten, D.J. (Ed.): *English Wealden Fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 14*, 15–51. London: The Palaeontological Association.
- Batten, D.J. & Li Wenben 1987: Aspects of palynomorph distribution, floral provinces and climate during the Cretaceous. – *Geologisches Jahrbuch* A96: 219–237.
- Behrensmeyer, A.K. 1978: Taphonomic and ecologic information from bone weathering. – *Paleobiology* 4(2): 150–162.
- Behrensmeyer, A.K. 1982: Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. – *Palaeobiology* 8(3): 211–227.
- Behrensmeyer, A.K. & Miller, J.H. 2012: Building Links Between Ecology and Paleontology Using Taphonomic Studies of Recent Vertebrate Communities. In: Louys, J. (Ed.): *Paleontology in Ecology and Conservation*, 69–91. Berlin, Heidelberg: Springer.
- van Beneden, P.-J. 1881: Sur l'arc pelvien chez les dinosauriens de Bernissart. – *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, Classe des Sciences, 3eme série* 1(5): 600–608.
- Benoit, R.-A., Néraudeau, D. & Martín-Closas, C. 2017: A review of the Late Jurassic–Early Cretaceous charophytes from the northern Aquitaine Basin in south-west France. – *Cretaceous Research* 79: 199–213.
- Benson, R.B.J. & Mannion, P.D. 2012: Multi-variate models are essential for understanding vertebrate diversification in deep time. – *Biology Letters* 8(1): 127–130.
- Benson, R.B.J., Mannion, P.D., Butler, R.J., Upchurch, P., Goswami, A. & Evans, S.E. 2013: Cretaceous tetrapod fossil record sampling and faunal turnover: Implications for biogeography and the rise of modern clades. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 372: 88–107.
- Betz, D., Führer, F., Grein, G. & Plein, E. 1987: Evolution of the Lower Saxony Basin. – *Tectonophysics* 137(1–4): 127–170.
- Blows, W.T. 1995: The Early Cretaceous brachiosaurid dinosaurs *Ornithopsis* and *Eucamerotus* from the Isle of Wight, England. – *Palaeontology* 38: 187–197.

- Büker, C. 1997: Absenkungs-, Erosions- und Wärme-flußgeschichte des Ruhr-Beckens und des nordöstlichen Rheinischen Schiefergebirges. – Berichte des Forschungszentrums Jülich 3319: 1-261.
- Bonde, N. 2012: Danish Dinosaurs: A Review. In: Godefroit, P. (Ed.): *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Ecosystems*, 435-452. Bloomington: Indiana University Press.
- Buffetaut, E. 1984: Une vertèbre de dinosaurien sauropode dans le Crétacé du Cap de la Hève (Normandie). – *Actes du Muséum d'Histoire naturelle de Rouen* 7: 215-221.
- Buffetaut, E. 1989: Une vertèbre de Dinosauré Titanosauridé dans le Cénomaniens du Mans et ses implications paléobiogéographiques. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences à Paris, Série II* 309(4): 437-443.
- Buffetaut, E. & Nori, L. 2012: Dinosaur remains from the „Sables Verts“ (Early Cretaceous, Albien) of the Eastern Paris Basin. In: Godefroit, P. (Ed.): *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Ecosystems*, 362-377. Bloomington: Indiana University Press.
- Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I., Barco, J.L. & Royo-Torres, R. 2002: ¿Saurópodos asiáticos en Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de España? – *Ameghiniana* 39: 443-452.
- Canudo, J.I., Royo-Torres, R. & Cuenca-Bescos, G. 2008: A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(3): 712-731.
- Carrano, M.T. & Wilson, J.A. 2001: Taxon distributions and the vertebrate track record. *Paleobiology*, 27: 563-581.
- Cashmore, D.D., Mannion, P.D., Upchurch, P. & Butler, R.J. 2020: Ten more years of discovery: revisiting the quality of the sauropodomorph dinosaur fossil record. – *Palaeontology* 63: 951-978.
- Castanera, D., Vila, B., Razzolini, N.L., Santos, V.F., Pascual, C., Canudo, J.I. 2014: Sauropod trackways of the Iberian Peninsula: palaeontological and palaeoenvironmental implications. – *Journal of Iberian Geology* 40(1): 49-59.
- Chiarenza, A.A., Mannion, P.D., Farnsworth, A., Carrano, M. & Varela, S. 2022: Climatic constraints on biogeographic history of Mesozoic dinosaurs. – *Current Biology* 32: 570-585.
- Clausen, C.-D., Grebe, H., Leuteritz, K. & Wirth, W. 1978: Zur Altersstellung und paläogeographischen Bedeutung des Paläokarstes auf der Warsteiner Karbonatplattform. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1978(10): 577-589.
- Clausen, C.-D. & Leuteritz K. 1989: Spalten und ihre Füllungen in den Carbonatgesteinen des Warsteiner Raums (nordöstliches Rheinisches Schiefergebirge). – *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen* 35: 309-391.
- Clemente, P. 2010: Review of the Upper Jurassic – Lower Cretaceous stratigraphy in Western Cameros Basin, Northern Spain. – *Revista de la Sociedad Geológica de España* 23(3-4): 101-143.
- Coiffard, C., Gomez, B. & Thevenard, F. 2007: Early Cretaceous angiosperm invasion of western Europe and major environmental changes. – *Annals of Botany* 100: 545-553.
- Csiki, Z. 1999: New evidence of armoured titanosaurs in the Late Cretaceous – *Magyarosaurus dacus* from the Hateg Basin (Romania). – *Oryctos* 2: 93-99.
- Dalla Vecchia, F.M. 1998: Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian/Lower Barremian) limestones of SW Istria (Croatia). – *Geologia Croatica* 51(2): 105-134.
- Dejax, J., Pons, D. & Yans, J. 2007: Palynology of the dinosaur-bearing Wealden facies sediments in the natural pit of Bernissart (Belgium). – *Review of Palaeobotany and Palynology* 144: 25-38.
- Drozdowski, G., Hartkopf-Fröder, C., Lange, F.-G., Oeterreich, B., Ribbert, K.-H., Voigt, S. & Wrede, V. 1998: Vorläufige Mitteilung über unterkretazischen Tiefenkarst im Wülfrather Massenkalk (Rheinisches Schiefergebirge). – *Mitteilungen des Verbandes der Deutschen Höhlen- und Karstforscher* 44(2): 53-66.
- Drozdowski, G., Richter, D. K. & Wrede, V. 2017: Hydrothermalkarst im nördlichen Rheinischen Schiefergebirge. – *Jahrbuch Karst und Höhle* 2015-2017: 1-88.
- Eberth, D.A. 2015: Origins of dinosaur bonebeds in the Cretaceous of Alberta, Canada. – *Canadian Journal of Earth Sciences* 52: 655-681.
- Ensom, P.C. 2002a: Vertebrate trace fossils in the Purbeck Limestone Group of southern England. – *Special Papers in Palaeontology* 68: 203-220.
- Ensom, P.C. 2002b: Reptile eggshell, tiny vertebrate remains and globular calcified cartilage from the Purbeck Limestone Group of southern England. – *Special Papers in Palaeontology* 68: 221-239.
- Ensom, P.C. & Delair, J.B. 2007: Dinosaur tracks from the lower Purbeck strata of Portland, Dorset, southern England. – *Geoscience in South-West England* 11(4): 309-325.
- Fernández-Baldor, F.T., Canudo, J.I., Huerta, P., Moreno-Azanza, M. & Montero, D. 2017: *Europatitan eastwoodi*, a new sauropod from the Lower Cretaceous of Iberia in the initial radiation of somphospondylans in Laurasia. – *PeerJ* 5: e3409.
- Figuerido, S., Carvalho, C., Cunha, P. & Carvalho, I. 2021: New dinosaur tracks from the Lower Barremian of Portugal (Areia do Mastro Formation, Cape Espichel). – *Journal of Geoscience and Environment Protection* 9: 84-96.
- Fischer, R. 1998: Die Saurierfährten im Naturdenkmal Münchshagen. – *Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Universität Hannover* 37: 3-59.
- Florin, R. 1958: On Jurassic taxids and conifers from northwestern Europe and eastern Greenland. – *Acta Horti Bergiani* 17: 257-402.
- Ford, D.C. & Ewers, R.O. 1978: The development of limestone cave systems in the dimensions of length and depth. – *Canadian Journal of Earth Sciences* 15: 1783-1798.
- Fontaine, W.M. 1889: The Potomac or younger Mesozoic flora. – *Monographs of the U.S. Geological Survey* 15: 1-377.
- Fraas, E. 1908: Dinosaurierfunde in Ostafrika. – *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg* 64: 84-86.
- Frieg, C., Hiss, M. & Kaever, M. 1990: Alb und Cenoman im zentralen und südlichen Münsterland (NW-Deutschland) – Stratigraphie, Fazies, Paläogeographie. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 181: 325-363.
- Garcia, G., Amico, S., Fournier, F., Thouand, E. & Valentin, X. 2010: A new Titanosaur genus (Dinosauria,

- Sauropoda) from the Late Cretaceous of southern France and its paleobiogeographic implications. – *Bulletin de la Société géologique de France* 181(3): 269–277.
- Gee, C.T. 2011: Dietary options for the sauropod dinosaurs from an integrated botanical and paleobotanical perspective. In: Klein, N., Remes, K., Gee, C.T. & Sander, P.M. (eds.): *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants*, 34–56, Bloomington: Indiana University Press.
- GEOportal NRW 2022: Geologische Karte 1:100000. <https://www.geoportal.nrw/>, last accessed: 15 Feb 2022.
- Gervais, P. 1852: *Zoologie et paléontologie française (animaux vertébrés)*, 1st edition. Paris: Bertrand.
- Grebe, H. 1982: Die unterkretazische Karsthöhlen-Füllung von Nehden im Sauerland. 2.: Die Mikrosporen-Assoziationen, Altersaussage und Versuch eines Vegetationsbildes. – *Geologica et Palaeontologica* 16: 243–258.
- Gomez, K.L., Carballido, J.L. & Pol, D. 2021: The axial skeleton of *Bagualia alba* (Dinosauria: Eusauropoda) from the Early Jurassic of Patagonia. – *Palaeontologia Electronica* 24(3): a37, <https://doi.org/10.26879/1176>
- Götte, T. & Richter, D.K. 2003: Late Paleozoic and Early Mesozoic hydrothermal events in the northern Rhenish Massif: Results from fluid inclusion analyses and cathodoluminescence investigations. – *Journal of Geochemical Exploration* 78–79: 531–535.
- Goth, K. & Wilde, V. 1990: Ein besonderes Fossil. – *Paläontologische Zeitschrift* 64(1–2): 1–2.
- Haq, B.U. 2014: Cretaceous eustasy revisited. – *Global and Planetary Change* 113: 44–58.
- Haywood, A.M., Valdes, P.J. & Marwick, P.J. 2004: Cretaceous (Wealden) climates: a modelling perspective. – *Cretaceous Research*, 25: 303–311.
- Hendricks, A. 1981: Die Saurierfährte von Münchenhagen bei Rehburg-Loecum (NW-Deutschland). – *Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen* 43(2): 3–22.
- Hill, R.S. & Brodribb, T.J. 1999: Southern conifers in time and space. – *Australian Journal of Botany* 47: 639–696.
- Hiss, M. & Speetzen, E. 1986: Transgressionssedimente des Mittel- bis Oberalb am SE-Rand der Westfälischen Kreidemulde (NW-Deutschland). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1986(11): 648–670.
- Hoffmann, R. & Mutterlose, J. 2011: Stratigraphie und Cephalopodenfauna des Unter-Apt von Alstätte (NRW). – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 80: 43–59.
- Hölder, H. & Norman D.B. 1986: Kreide-Dinosaurier im Sauerland. – *Naturwissenschaften* 73: 109–116.
- Hooley, R.W. 1925: On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov., from the Wealden shales of Atherfield (Isle of Wight). – *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 81: 1–61.
- Hornung, J.J. 2013: Contributions to the Palaeobiology of Archosaurs (Reptilia: Diapsida) from the Bückeberg Formation („Northwest German Wealden“ – Berriasian-Valanginian, Lower Cretaceous) of northern Germany. Unpubl. Ph.D. Thesis. Göttingen: Georg-August Universität Göttingen.
- Hornung, J.J., Böhme, A., van der Lubbe, T., Reich, M. & Richter, A. 2012: Vertebrate tracksites in the Obernkirchen Sandstone (late Berriasian, Early Cretaceous) of northwest Germany – their stratigraphical, palaeogeographical, palaeoecological, and historical context. – *Paläontologische Zeitschrift* 86: 231–267.
- Hübner, T.R. 2016: A Devonian phoebeodont shark tooth from a Lower Cretaceous karst fill. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 279(1): 1–6.
- Huck, S. & Heimhofer, U. 2021: Early Cretaceous sea surface temperature evolution in subtropical shallow seas. – *Scientific Reports* 11: 19765 (2021). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99094-2>.
- Huckriede, R. 1982: Die unterkretazische Karsthöhlenfüllung von Nehden im Sauerland. 1. Geologische, paläozoologische und paläobotanische Befunde und Datierung. – *Geologica et Palaeontologica* 16: 183–242.
- Janensch, W. 1914: Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. – *Archiv für Biontologie* 3(1): 81–110.
- Janensch, W. 1950a: Die Wirbelsäule von *Brachiosaurus brancai*. – *Palaeontographica, Supplement* 7 (I, 3): 27–93.
- Janensch, W. 1950b: Die Skelettreakonstruktion von *Brachiosaurus brancai*. – *Palaeontographica, Supplement* 7 (I, 3): 97–103.
- Jaritz, W. 1969: Epirogenese in Nordwestdeutschland im höheren Jura und in der Unterkreide. – *Geologische Rundschau* 59: 114–124.
- Jarzembowski, E.A., Austen, P.A. & Brooks, K.J. 2015: Field meeting report: Covehurst Bay to Fairlight Cove, Hastings – 20th July, 2014. – *Magazine of the Geologist's Association* 14: 24–25.
- Kampmann, H. 1983: Mikrofossilien, Hölzer, Zapfen und Pflanzenreste aus der unterkretazischen Sauriergrube bei Brilon-Nehden. Beitrag zur Deutung des Vegetationsbildes zur Zeit der Kreidesaurier in Westfalen. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 1: 5–146.
- Kaplan, U. 2008: Das Albium (Unterkreide) im Teutoburger Wald und Eggegebirge. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 70: 15–54.
- Karg, H. 1998: Numerische Simulation der thermischen Geschichte, Subsidenz und Erosion des westlichen Rechtsrheinischen Schiefergebirges, des Ruhrbeckens und des Paläozoikums der Niederrheinischen Bucht. – *Berichte des Forschungszentrums Jülich* 3618: 1–455.
- Kemper, E. 1987: Das Klima der Kreide-Zeit. – *Geologisches Jahrbuch* A96: 5–186.
- Kershaw, P. & Wagstaff, B. 2001: The southern conifer family Araucariaceae: history, status, and value for palaeoenvironmental reconstruction. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 397–414.
- Klimchouk, A. 2017: Types and Settings of Hypogene Karst. In: Klimchouk, A., Palmer, A.N., De Waele, J., Auler, A.S. & Audra, P.: *Hypogene Karst Regions and Caves of the World*, 1–39. Springer: Berlin.
- Kunzmann, L. 2007: Neue Untersuchungen zu *Araucaria* Jussieu aus der europäischen Kreide. – *Palaeontographica B* 276: 97–131.
- Ladant, J.-B. & Donnadieu, Y. 2016: Palaeogeographic regulation of glacial events during the Cretaceous supergreenhouse. – *Nature Communications* 7: 12771 (2016).
- Lanser, K.-P. 2015: Nachweise von Pterosauriern aus einer unterkreidezeitlichen Karstfüllung im nörd-

- lichen Sauerland (Rheinisches Schiefergebirge, Deutschland). – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 87: 93-117.
- Lanser, K.-P. & Heimhofer, U. 2013: Evidence of theropod dinosaurs from a Lower Cretaceous karst filling in the northern Sauerland (Rhenish Massif, Germany). – *Paläontologische Zeitschrift* 89(1): 79-94.
- Lapparent, A.F. de 1946: Présence d'un dinosaurien sauropode dans l'Albien du Pays de Bray. – *Annales de la Société géologique du Nord* 66: 236-243.
- Ledru, M.-P. & Stevenson, J. 2012: The rise and fall of the genus *Araucaria*: A Southern Hemisphere climatic connection. In: Haberle, S.G. & David, B. (Eds.): *Peopled Landscapes: Archaeological and Biogeographic Approaches to Landscapes*, 241-254. Canberra: ANU Press.
- Lehmann, U. 1978: Eine Platte mit Fährten von *Iguanodon* aus dem Obernkirchner Sandstein (Wealden). – *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 48: 101-114.
- Le Loeuff, J. 1993: European titanosaurids. – *Revue de Paléobiologie Volume Spéciale* 7: 105-117.
- Le Loeuff, J. 1995: *Ampelosaurus atacis* (nov. gen., nov. sp.), un nouveau Titanosauridae (Dinosauria, Sauropoda) du Crétacé supérieur de la Haute Vallée de l'Aude (France). – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series IIA, Earth and Planetary Science* 321: 693-699.
- Le Loeuff, J. 2005: Osteology of *Ampelosaurus atacis* (Titanosauridae) from southern France. In: Tidwell, V. & Carpenter, K. (eds.): *Thunder-Lizards: The Sauropodomorph Dinosaurs*, 115-137. Bloomington: Indiana University Press.
- Le Loeuff, J., Suteethorn, S. & Buffetaut, E. 2013: A new sauropod dinosaur from the Albien of Le Havre (Normandy, France). – *Oryctos* 10: 23-30.
- Lockley M.G., Wright, J.L. & Thies, D. 2004: Some observations on the dinosaur tracks at Münchehagen. – *Ichnos* 11: 261-274.
- Lockley, M.G., Xing, L., Lockwood, J.A.F. & Pond, S. 2014: A review of large Cretaceous ornithopod tracks, with special reference to their ichnotaxonomy. – *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 721-736.
- Lockwood, J.A.F., Lockley, M.G., Pond, S. 2014: A review of footprints from the Wessex Formation (Wealden Group, Lower Cretaceous) at Hanover Point, Isle of Wight, Southern England. – *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 707-720.
- Lydekker, R. 1888: Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part I. Containing the orders Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia and Proterosauria. London: Trustees of the British Museum (Natural History).
- Lydekker, R. 1889: Note on some points in the nomenclature of fossil reptiles and amphibians, with preliminary notices of two new species. – *Geological Magazine, Decade 3* 6: 325-326.
- Lydekker, R. 1890: On remains of small sauropodous dinosaurs from the Wealden. – *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 46: 182-184.
- Mannion, P.D. 2009: A rebbachisaurid sauropod from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, England. – *Cretaceous Research* 30(3): 521-526.
- Mannion, P.D. & Upchurch, P. 2010: A quantitative analysis of environmental associations in sauropod dinosaurs. – *Paleobiology* 36(2): 253-282.
- Mannion, P.D. & Upchurch, P. 2011: A re-evaluation of the 'mid-Cretaceous sauropod hiatus' and the impact of uneven sampling of the fossil record on patterns of regional dinosaur extinction. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 299(3-4): 529-540.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Carrano, M.T. & Barrett, P.M. 2011: Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time. – *Biological Reviews* 86(1): 157-181.
- Mannion, P.D., Upchurch, P. & Hutt, S. 2011: New rebbachisaurid (Dinosauria: Sauropoda) material from the Wessex Formation (Barremian, Early Cretaceous), Isle of Wight, United Kingdom. – *Cretaceous Research* 32(6): 774-780.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Schwarz, D. & Wings, O. 2019: Taxonomic affinities of the putative titanosaurs from the Late Jurassic Tendaguru Formation of Tanzania: phylogenetic and biogeographic implications for eusauropod dinosaur evolution. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 185(3): 784-909.
- Mantell, G. 1834: Discovery of the bones of the *Iguanodon* in a quarry of Kentish Rag (a limestone belonging to the Lower Greensand formation) near Maidstone, Kent. – *Edinburgh New Philosophical Journal* 17: 200-201.
- Mantell, G. 1850: On the *Pelorosaurus*, an undescribed gigantic terrestrial reptile whose remains are associated with those of the *Iguanodon* and other saurians in the strata of the Tilgate Forest, in Sussex. – *Philosophical Transactions of the Royal Society* 140: 379-390.
- Mantell, G. 1852: On the structure of the *Iguanodon*, and on the fauna and flora of the Wealden Formation. – *Proceedings of the Royal Institution of Great Britain* 1: 141-146.
- Martin, T., Averianov, A.O., Schultz, J.A. & Scherzmann, A.H. 2021: First multituberculate mammals from the Lower Cretaceous of Germany. – *Cretaceous Research* 119: 104699.
- Martin, T., Averianov, A.O., Schultz, J.A., Schellhorn, R. & Scherzmann, A.H. 2021: First spalacotheriid and dryolestid mammals from the Cretaceous of Germany. – *Acta Palaeontologica Polonica* 67 (1): 155-175.
- Martin, T., Yans, J., Dupuis, C., Spagna, P. & Kaufmann, O. 2012: 3D modelling of the Paleozoic Top Surface in the Bernissart Area and Integration of Data from Boreholes Drilled in the Iguanodon Sinkhole. In: Godefroit, P. (Ed.): *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Ecosystems*, 43-50. Bloomington: Indiana University Press.
- Martin, V., Le Loeuff, J. & Buffetaut, E. 1993: A sauropod dinosaur in the Middle Albien of Pargny-sur-Saulx (Meuse, Eastern France). – *Revue de Paléobiologie Volume Spéciale* 7: 119-124.
- Marsh, O.C. 1878: Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part I. – *American Journal of Science, Series 3* 16: 411-416.
- May, A. 1987: Der Massenkalk (Devon) nördlich von Brilon (Sauerland). – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 10: 51-84.

- Mazin, J.-M., Billon-Bruyat, J.-P., Pouech, J. & Hantzpergue, P. 2006: The Purbeckian site of Cherves-de-Cognac (Berriasian, Early Cretaceous, southwest France): a continental ecosystem accumulated in an evaporitic littoral depositional environment. - In: Barrett, P.M. & Evans, S.E. (Eds.): 9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. - Abstracts and Proceedings Volume, 84-88. London: Natural History Museum.
- Meiburg, P. 1979: Kreide-Transgression und Paläokarst im Gebiete der Warsteiner Karbonat-Plattform (Westfalen). - IUGS Series A 6: 363-384.
- Mutterlose, J. 1997: Lower Cretaceous. In: Mutterlose, J., Wippich, M.G.E. & Geisen, M. (Eds.): Cretaceous Depositional Environments of NW Germany. - Bochumer Geologische und Geotechnische Arbeiten 46: 7-17. Bochum: Ruhr-Universität.
- Mutterlose, J. & Harding, I. 1987: The Barremian Blättertön: an anoxic warm water sediment of the Lower Saxony Basin. - Geologisches Jahrbuch A96: 187-207.
- Mutterlose, J., Geisen, M. & Steffahn, J. 1995: Die Unterkreide-Aufschlüsse des Osning-Sandsteins (NW-Deutschland) - Ihre Fauna und Lithofazies. - Geologie und Paläontologie in Westfalen 36: 5-85.
- Myroie, J.E. & Carew, J.L. 1995: Karst development on carbonate islands. - AAPG Memoir 63: 55-76.
- Naish, D. 2010: Pneumaticity, the early years: Wealden Supergroup dinosaurs and the hypothesis of saurischian pneumaticity. In: Moody, R.T., Buffetaut, E., Naish, D. & Martill, D.M. (Eds.): Dinosaurs and Other Extinct Saurians: A Historical Perspective. Geological Society, London, Special Publications 343: 229-236.
- Naish, D. & Martill, D.M. 2001a: Saurischian Dinosaurs 1: Sauropods. In: Naish, D. & Martill, D.M. (Eds.): Dinosaurs of the Isle of Wight. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 10, 185-241. London: The Palaeontological Association.
- Naish, D. & Martill, D.M. 2001b: Ornithopod Dinosaurs. In: Naish, D. & Martill, D.M. (Eds.): Dinosaurs of the Isle of Wight. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 10, 60-132. London: The Palaeontological Association.
- Naish, D. & Martill, D.M. 2007: Dinosaurs of Great Britain and the role of the Geological Society of London in their discovery: basal Dinosauria and Saurischia. - Journal of the Geological Society, London 164: 493-510.
- Niggemann, S. 2003: Mehrphasige Höhlen- und Flussentwicklung im nordwestlichen Sauerland. - Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, naturwissenschaftliche Mitteilungen 36-37: 17-54.
- Nopcsa, F. 1915: [The dinosaurs of Transylvania]. - Magyar királyi Földtani Intézet Évkönyve 23: 1-23 (in Hungarian).
- Norman, D.B. 1980: On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). - Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Mémoire 178: 1-105.
- Norman, D.B. 1986: On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis*. - Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique 56: 281-372.
- Norman, D.B. 1987: A mass-accumulation of vertebrates from the Lower Cretaceous of Nehden (Sauerland), West Germany. - Proceedings of the Royal Society of London, Series B 230(1259): 215-255.
- Norman, D.B. 1993: Gideon Mantell's "Mantel-Piece": the earliest well-preserved ornithischian dinosaur. - Modern Geology 18: 225-245.
- Norman, D.B. 2011: Ornithopod Dinosaurs. In: Batten, D.J. (Ed.): English Wealden Fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 14, 407-475. London: The Palaeontological Association.
- Norman, D.B. 2012: Iguanodontian taxa (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous of England and Belgium. In: Godefroit, P. (Ed.): Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Ecosystems, 175-212. Bloomington: Indiana University Press.
- Norman, D.B. & Hilpert, K.-H. 1987: Die Wirbeltierfauna von Nehden (Sauerland), Westdeutschland. - Geologie und Paläontologie in Westfalen 8: 1-77.
- O'Brien, C.L., Robinson, S.A., Pancost, R.A., Sinningh Damsté, J.S., Schouten, S., Lunt, D.J., Alsenz, H., Bornemann, A., Bottini, C., Brassell, S.C., Farnsworth, A., Forster, A., Huber, B.T., Inglis, G.N., Jenkyns, H.C., Linnert, C., Littler, K., Marwick, P., McAnena, A., Mutterlose, J., Naafs, B.D.A., Püttmann, W., Sluijs, A., van Helmond, N.A.G.M., Vellekoop, J., Wagner, T. & Wrobel, N.E. 2017: Cretaceous sea-surface temperature evolution: Constraints from TEX₈₆ and planktonic foraminiferal oxygen isotopes. - Earth-Science Reviews 172: 224-247.
- Oekentorp, K. 1984: Die Saurierfundstelle Brilon-Nehden (Rheinisches Schiefergebirge) und das Alter der Verkarstung. - Kölner Geographische Arbeiten 45: 293-315.
- Oldham, T.C. 1976: Flora of the Wealden plant debris beds of England. - Palaeontology 19: 437-502.
- Owen, R. 1842: Report on British fossil reptiles, part II. - Reports of the British Association for the Advancement of Science, Plymouth, 1841, 11: 60-204.
- Ósi, A., Csiki-Sava, Z. & Prondvai, E. 2017: A sauropod tooth from the Santonian of Hungary and the European Late Cretaceous "sauropod hiatus". - Scientific Reports 7, 3261: doi:10.1038/s41598-017-03602-2
- Owen, R. 1876: Monograph of the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Supplement No. VII. Crocodilia (*Poikilopleuron*), Dinosauria (*Chondrosteosaurus*). - Monograph of the Palaeontographical Society 30(136): 1-7.
- Parkes, A.S. 1993: Dinosaur footprints in the Wealden at Fairlight, East Sussex. - Proceedings of the Geologists' Association 104(1): 15-21.
- Pelzer, G. 1998: Sedimentologie und Palynologie der Wealden-Fazies im Hannoverschen Bergland. - Courier Forschungs-Institut Senckenberg 207: 1-237.
- Pelzer G. & Wilde V. 1987: Klimatische Tendenzen während der Ablagerung der Wealden-Fazies in Nordwesteuropa. - Geologisches Jahrbuch A96: 239-264.
- Penn, S.J., Sweetman, S.C., Martill, D.A. & Coram, R.A. 2020: The Wessex Formation (Wealden Group, Lower Cretaceous) of Swanage Bay, southern England. - Proceedings of the Geologists' Association 131: 679-698.
- Pereda-Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca J.I., Canudo, J.I., Torcida, F. & Sanz, J.L. 2012: Dinosaur Faunas from the Early Cretaceous (Valanginian-Albian) of Spain. In: Godefroit, P. (Ed.): Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Ecosystems, 378-407. Bloomington: Indiana University Press.

- Pollard, J.E. & Radley, J.D. 2011: Trace Fossils. In: Batten, D.J. (Ed.): English Wealden Fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 14, 652-676. London: The Palaeontological Association.
- Pond, S., Lockley, M.G., Lockwood, J.A.F., Breithaupt, B.H. & Matthews, N. 2014: Tracking dinosaurs on the Isle of Wight: a review of tracks, sites, and current research. – *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 737-757.
- Poropat, S.F., Frauenfelder, T.G., Mannion, P.D., Rigby, S.L., Pentland, A.H., Sloan, T. & Elliott, D.A. 2022: Sauropod dinosaur teeth from the lower Upper Cretaceous Winton Formation of Queensland, Australia and the global record of early titanosauriforms. – *Royal Society Open Science* 9: 220381.
- Pott, C. 2019: Plant fossils from the Wealden facies (Lower Cretaceous, Berriasian) of Tecklenburg, Westphalia, Germany. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 294(2): 213-228.
- Pott, C., Guhl, M. & Lehmann, J. 2014: The Early Cretaceous flora from the Wealden facies at Duingen, Germany. – *Review of Palaeobotany and Palynology* 201: 75-105.
- Pouech, J., Mazin, J.-M. & Billon-Bruyat, J.P. 2006: Microvertebrate biodiversity from Cherves-de-Cognac (Lower Cretaceous, Berriasian: Charente, France). – In: Barrett, P.M. & Evans, S.E. (Eds.): 9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Abstracts and Proceedings Volume, 96-100. London: Natural History Museum.
- Pouech, J., Mazin, J.-M., Cavin, L. & Poyato-Ariza, F.J. 2015: A Berriasian actinopterygian fauna from Cherves-de-Cognac, France: biodiversity and palaeoenvironmental implications. – *Cretaceous Research* 55: 32-43.
- Püttmann, T. 2013: Geologie und Paläontologie einer kreidezeitlichen Karstfüllung im mitteldeutschen Massenkalk bei Balve (NRW). Unpubl. Bachelor Thesis. Bochum: Ruhr-University Bochum.
- Püttmann, T., Linnert, C., Dölling, B., Mutterlose, J. 2018: Deciphering Late Cretaceous (Cenomanian to Campanian) coastline dynamics in the southwestern Münsterland (northwest Germany) by using calcareous nannofossils: eustasy vs. local tectonics. – *Cretaceous Research* 87: 174-184.
- Quinif, Y. & Licour, L. 2012: The Karstic Phenomenon of the Iguanodon Sinkhole and the Geomorphological Situation of the Mons Basin during the Early Cretaceous. In: Godefroit, P. (Ed.): *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Ecosystems*, 51-62. Bloomington: Indiana University Press.
- Radley, J.D. 2006: A Wealden guide I: the Weald Sub-basin. – *Geology Today* 22: 109-118.
- Radley, J.D., Barker, M.J. & Harding, I.C. 1998: Palaeoenvironment and taphonomy of dinosaur tracks in the Vectis Formation (Lower Cretaceous) of the Wessex Sub-basin, southern England. – *Cretaceous Research* 19: 471-487.
- Radley, J.D. & Allen, P. 2012: The Wealden (non-marine Lower Cretaceous) of the Wessex Sub-basin, southern England. – *Proceedings of the Geologists' Association* 123: 319-373.
- Ribbert, K.-H. & Skupin, K. 2009: Marine und terrestrische Sedimente der Kreide-Zeit im Paläokarst des Briloner Massenkalks. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 72: 71-92.
- Riboulleau, A., Schnyder, J., Riquier, L., Lefebvre, V., Baudin, F. & Deconinck, J.-F. 2007: Environmental change during the Early Cretaceous in the Purbeck-type Durlston Bay section (Dorset, southern England): A biomarker approach. – *Organic Geochemistry* 11: 1804-1823.
- Richter, D.K., Götte, T. & Stritzke, R. 2014: Eine miozäne Hohlraumfüllung im Massenkalk der östlichen Iserlohner Kalksenke. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 86: 5-17.
- Riegel, W., Wilde, V. & Pelzer, G. 1986: Erste Ergebnisse einer paläobotanischen Grabung in der fluviatilen Wealden-Fazies des Osterwaldes bei Hannover. – *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 86: 137-170.
- Royo-Torres, R., Fuentes, C., Meijide, M., Meijide-Fuentes, F. & Meijide-Fuentes, M. 2017: A new Brachiosauridae sauropod dinosaur from the lower Cretaceous of Europe (Soria Province, Spain). – *Cretaceous Research* 80: 38-55.
- Rozada, L., Allain, R., Vullo, R., Goedert, J., Augier, D., Amandine, J., Marchal, J., Peyre de Fabrègues, C., Qvarnström, M., Royo-Torres, R. 2021: A Lower Cretaceous Lagerstätte from France: a taphonomic overview of the Angeac-Charente vertebrate assemblage. – *Lethaia* 54(2): 141-165.
- Ruffell, A.H. & Batten, D.J. 1990: The Barremian-Aptian arid phase in western Europe. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80: 197-212.
- Ruffell, A.H. & Batten, D.J. 1994: Uppermost Wealden facies and Lower Greensand Group (Lower Cretaceous) in Dorset, southern England: correlation and palaeoenvironment. – *Proceedings of the Geologists' Association* 105(1): 53-69.
- Sachs, S., Schwermann, A.H., Hornung, J.J. & Madzia, D. 2022: A new Early Cretaceous assemblage of iguanodontian dinosaurs from Western Germany. Abstract volume. 82 Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology: 291.
- Salgado, L., Coria, R. & Calvo, J.O. 1997: Evolution of titanosaurid sauropods. I. Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. – *Ameghiniana* 34: 3-32.
- Santos, V.F., Callapez, P.M., Castanera, D., Barroso-Barcenilla, F., Rodrigues, N.P.C. & Cupeto, C.A. 2015: Dinosaur tracks from the Early Cretaceous (Albian) of Parede (Cascais, Portugal): new contributions for the sauropod palaeobiology of the Iberian Peninsula. – *Journal of Iberian Geology* 41(1): 155-166.
- Sanz, J.L., Buscalioni, A.D., Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. 1987: Dinosaurios del Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). – *Estudios geológicos, volumen extraordinario Galve-Tremp*: 45-64.
- Sarjeant, W.A.S., Delair, J.B. & Lockley, M.G. 1998: The footprints of *Iguanodon*: A history and taxonomic study. – *Ichnos* 6: 183-202.
- Saward, S.A. 1992: A global view of Cretaceous vegetation patterns. In: McCabe, P.J. & Parrish, J.T. (Eds.): *Controls on the Distribution and Quality of Cretaceous Coals*. Geological Society of America Special Paper 267: 17-35.
- Schenk, A. 1871: Die fossile Flora der nordwestdeutschen Wealdenformation. – *Beiträge zur Flora der Vorwelt* 4: 1-66.
- Schott, W., Jaritz, W., Kockel, F., Sames, C.W., Stachelberg, V., Stets, J., Stoppel, D., Baldschuhn, R., & Krampke, K.D. 1967/69: Paläogeographischer

- Atlas der Unterkreide von Nordwestdeutschland mit einer Übersichtsdarstellung des nördlichen Mitteleuropa; Erläuterungen zum Paläogeographischen Atlas der Unterkreide von NW-Deutschland. Hannover: Bundesanstalt für Bodenforschung.
- Schudack, M. 1987: Charophytenflora und Alter der unterkretazischen Karsthöhlen-Füllung von Nehden (NE-Sauerland). – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 10: 7-44.
- Schultz, G. & Noll, H. 1987: Die Megasporen-Assoziation in den unterkretazischen Sedimenten einer Paläokarsthöhle bei Nehden im Sauerland (Rheinisches Schiefergebirge). Nachträge zu der bereits bekannten Vergesellschaftung. – *Palaeontographica* B 203: 83-107.
- Schwermann, A.H., Schöllmann, L. & Pott, C. 2018: Vertebrate fauna of a fissure filling from the Lower Cretaceous (Barremian-Aptian) of Balve, Westphalia, Germany. In: Martin, T., Schellhorn, R. & Schultz J.A.: 13th Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. MTE13 Abstracts, Terra Nostra 2018/1: 111-112.
- Seeley, H.G. 1869: Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria, and Reptilia, from the secondary system of strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. Cambridge: Deighton, Bell and Co.
- Seeley, H.G. 1870: On *Ornithopsis*, a gigantic animal of the pterodactyle kind from the Wealden. – *Annals and Magazine of Natural History, Series 4* 5: 279-283.
- Seeley, H.G. 1871: On *Acanthopholis platypus* (Seeley), a pachypod from the Cambridge Greensand. – *Annals and Magazine of Natural History, Series 4* 8: 305-318.
- Seeley, H.G., 1876: On *Macrurosaurus semnus* (Seeley), a long-tailed animal with procoelous vertebrae from the Cambridge Upper Greensand, preserved in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. – *Quarterly Journal of the Geological Society London* 32: 440-440.
- Sellés, A.G., Marmi, J., Llácer, S. & Blanco, A. 2016: The youngest sauropod evidence in Europe. – *Historical Biology* 28: 930-940.
- Seward, A.C. 1894: The Wealden flora. Part I. Thallophyta-Pteridophyta. Catalogue of the Mesozoic Plants in the Department of Geology, British Museum (Natural History), London. London: British Museum (Natural History).
- Seward, A.C. 1895: The Wealden flora. Part II. Gymnospermae. Catalogue of the Mesozoic Plants in the Department of Geology, British Museum (Natural History), London. London: British Museum (Natural History).
- Shillito, A.P. & Davis, N.S. 2019: Dinosaur-landscape interactions at a diverse Early Cretaceous track-site (Lee Ness Sandstone, Ashdown Formation, southern England). – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 514: 593-612.
- Skutschas, P.P., Kolchanov, V.V. & Schwermann, A.H. 2020: First salamander from the Lower Cretaceous of Germany. – *Cretaceous Research* 116: 104606.
- Sladen, C.P. & Batten, D.J. 1984: Source-area environments of Late Jurassic and Early Cretaceous sediment in Southeast England. – *Proceedings of the Geologists' Association* 95: 149-163.
- Spagna, P., Yans, J., Schnyder, J. & Dupuis, C. 2012: The palaeoenvironment of the Bernissart iguanodonts: sedimentological analysis of the Lower Cretaceous Wealden facies in the Bernissart area. In: Godefroit, P. (Ed.): *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Ecosystems*, 87-96. Bloomington: Indiana University Press.
- Stevens, S. & Parrish, J.M. 2005: Digital Reconstructions of Sauropod Dinosaurs and Implications for Feeding. In: Curry Rogers, K. (Ed.): *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, 178-200. Oakland: University of California Press.
- Sweetman, S.C. 2011: The Wealden of the Isle of Wight. In: Batten, D.J. (Ed.): *English Wealden Fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 14*, 52-78. London: The Palaeontological Association.
- Sweetman, S.C. & Insole, A.N. 2010: The plant debris beds of the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England: their genesis and palaeontological significance. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292: 409-424.
- Taylor, M.P. 2018: *Xenoposeidon* is the earliest known rebbachisaurid sauropod dinosaur. – *PeerJ* 6: e5212.
- Taylor, M.P. & Naish, D. 2007: An unusual new neo-sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Hastings Beds Group of East Sussex, England. – *Palaeontology* 50(6): 1547-1564.
- Tennant, J.P., Mannion, P.D., Upchurch, P., Sutton, M.D. & Price, G.D. 2017: Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic-Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover. – *Biological Reviews* 92: 776-814.
- Torcida Fernández-Baldor, F., Canudo, J.I., Huerta, P., Montero, D., Pereda Suberbiola, X. & Salgado, L. 2011: *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. – *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 535-552.
- Tütken, T. 2011: The diet of sauropod dinosaurs: Implications of carbon isotope analysis on teeth, bones, and plants. In: Klein, N., Remes, K., Gee, C.T. & Sander, P.M. (eds.): *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants*, 57-78, Bloomington: Indiana University Press.
- Uhl, D., Jasper, A., Solórzano Kraemer, M.M. & Wilde, V. 2019: Charred biota from an Early Cretaceous fissure fill in W-Germany and their palaeoenvironmental implications. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 293(1): 83-105.
- Upchurch, P. 1995: The evolutionary history of sauropod dinosaurs. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 349(1330): 365-390.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. & Dodson, P. 2004: Sauropoda. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmolska, H. (Eds.): *The Dinosauria*, Second Edition, 259-322. Berkeley: University of California Press.
- Upchurch, P., Mannion, P.D. & Barret, P.M. 2011: Sauropod Dinosaurs. In: Batten, D.J. (Ed.): *English Wealden Fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils Number 14*, 476-525. London: The Palaeontological Association.
- Upchurch, P., Mannion, P.D. & Taylor, M.P. 2015: The anatomy and phylogenetic relationships of „*Pe-lorosaurus*“ *becklesii* (Neosauropoda, Macronaria) from the Early Cretaceous of England. – *PloS ONE* 10(6): e0125819.

- Vila, B., Galobart, À., Canudo, J.I., Le Loeuff, J., Dinars-Turrell, Riera, V., Oms, O., Tortosa, T. & Gaete, R. 2012: The diversity of sauropod dinosaurs and their first taxonomic succession from the latest Cretaceous of southwestern Europe: Clues to demise and extinction. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 350-352: 19-38.
- Volkheimer, W., Quattrocchio, M., Martínez, M., Prámparo, M., Scafati, L. & Melendi, D. 2011: Palinobiotas fósiles. – In: Leanza, H.A., Arregui, C., Carbone, O., Danieli, J.C. & Vallés, J.M. (eds.): *Relatoria del XVIII Congreso Geológico Argentino*, Neuquén, 2011, 579-590. Buenos Aires: Asociación Geológica Argentina.
- Wang, X., You, H., Meng, Q., Gao, C., Cheng, X. & Liu, J. 2007: *Dongbeititan dongi*, the first sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning Province, China. – *Acta Geologica Sinica* 81: 911-916.
- Watson, J. 1969: A revision of the English Wealden flora, I: Charales-Ginkgoales. – *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology* 17: 209-254.
- Watson, J. & Alvin, K.L. 1996: An English Wealden floral list, with comments on possible environmental indicators. – *Cretaceous Research* 17: 5-26.
- Watson, J. & Batten, D.J. 1990: A revision of the English Wealden flora, II: Equisetales. – *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology* 46: 37-60.
- Watson, J. & Harrison, N.A. 1998: *Abietites linkii* (Roemer) and *Pseudothorellia heterophylla* Watson: coniferous or ginkgoalean? *Cretaceous Research* 19: 239-278.
- Watson, J. & Harrison, N.A. 2001: A revision of the English Wealden flora, III: Czekanowskiales, Ginkgoales & allied Coniferales. – *Bulletin of the Natural History Museum (Geology)* 57: 29-82.
- Wedel, M.J. 2003: The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 344-357.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L. & Sanders, R.K. 2000: *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 109-114.
- Whitlock, J.A. 2011: Inferences of diplodocoid (Sauropoda: Dinosauria) feeding behavior from snout shape and microwear analyses. – *PLoS ONE* 6(4): e18304.
- Wilde, V. & Goth, K. 1986: Terrestrische Unterkreide von Brilon-Nehden (Sauerland). – *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 85: 225-228.
- Wilde, V. & Goth, K. 1987: Keimlinge von Araukarien aus der Unterkreide von Brilon-Nehden. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 10: 45-50.
- Wilkinson, I.P. 2011: Ostracoda during the Early Aptian (Early Cretaceous) greenhouse period on the Isle of Wight, England. – *Proceedings of the Geologists' Association* 122: 809-815.
- Wilmsen, M., Niebuhr, B. & Hiss, M. 2005: The Cenomanian of northern Germany: facies analysis of a transgressive biosedimentary system. – *Facies* 51: 242-263.
- Winkler, D.A., Polcyn, M.J. & Jacobs, L.L. 2013: New sauropod material from Jones Ranch: a large Comanchean nonmammalian tetrapod from Texas. – *Earth and Environment Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 1-11.
- Wright, J.L. 1998: 'Keates' Quarry dinosaur footprint site. – *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society* 119: 185-186.
- Wright, J.L. 1999: Ichnological evidence for the use of the forelimb in iguanodontid locomotion. – *Special Papers in Palaeontology* 60: 209-219.
- Wright, J.L. 2005: Steps in Understanding Sauropod Biology: The Importance of Sauropod Tracks. In: Curry Rogers, K. & Wilson, J.A. (Eds.): *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, 252-284, Berkeley: University of California.
- Wright, V.P., Taylor, K.G. & Beck, V.H. 2000: The paleohydrology of Lower Cretaceous seasonal wetlands, Isle of Wight, southern England. – *Journal of Sedimentary Research* 70: 619-632.
- Wood, J.M., Thomas, R.G. & Visser, J. 1988: Fluvial processes and vertebrate taphonomy: The Upper Cretaceous Judith River Formation, south-central Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66: 127-143.
- Woodhams, K. & Hines, J. 1989: Dinosaur footprints from the Lower Cretaceous of East Sussex, England. – In: Gillette, D.D. & Lockley, M.G. (Eds.): *Dinosaur Tracks and Traces*, 301-307, Cambridge: Cambridge University Press.
- Yans, J., Dejax, J., Pons, D., Taverne, L. & Bultynck, P. 2006: The iguanodonts of Bernissart are middle Barremian to earliest Aptian in age. – *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 76: 91-95.
- Zhang, L., Yin, Y. & Wang, C. 2021: High-altitude and cold habitat for the Early Cretaceous feathered dinosaurs at Sihetun, western Liaoning, China. – *Geophysical Research Letters* 48: e2021GL094370.

Eiszeitfliegen in Westfalen

Bastian Mähler, Rico Schellhorn, Manfred Schlösser & Achim H. Schwermann

Bastian Mähler
Institut für Geowissenschaften
Abteilung Paläontologie
Rheinische Friedrich-Wilhelms-
Universität Bonn
Nussallee 8
53115 Bonn

Rico Schellhorn
Institut für Geowissenschaften
Abteilung Paläontologie
Rheinische Friedrich-Wilhelms-
Universität Bonn
Nussallee 8
53115 Bonn

Manfred Schlösser
LWL-Museum für Naturkunde
Westfälisches Landesmuseum
mit Planetarium
Sentruper Str. 285
48141 Münster

Achim H. Schwermann
LWL-Museum für Naturkunde
Westfälisches Landesmuseum
mit Planetarium
Sentruper Str. 285
48141 Münster

Korrespondierender Autor:
bastian.maehler@uni-bonn.de

Manuskript
Eingegangen: 29.03.2023
Akzeptiert: 04.07.2023
Online verfügbar: 25.08.2023
© LWL-Museum für Naturkunde

Kurzfassung

Aus den pleistozänen Flusssedimenten der Ems in Westfalen (Deutschland) wurden Schädelfragmente eines Wollhaarmammuts geborgen, in denen sich fossile Schmeißfliegenpuparien befanden. Mittels Mikro-Computertomographie, Rasterelektronen- und Stereomikroskopie wurden die Fliegenüberreste der Art *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830) zugeordnet. Diese noch heute lebende Fliegenart gilt als eine der am besten an Kälte angepassten Fliegenarten, die sich zumeist auf Tierkadavern und menschlichen Leichen finden lässt. Aufgrund des heute bekannten Lebenszyklus dieser Art, vermuten wir, dass der Mammutschädel inklusive der Puparien zur Zeit der Einbettung unter Wasser lag. Durch die dortige Verfüllung des Schädels mit fluviatilen Sedimenten wurden die unter trockenen Umständen fragilen Puparien zerstörungsfrei zusammengedrückt und erhalten.

Schlüsselwörter: Schmeißfliegen, Calliphoridae, *Protophormia terraenovae*, Mammut, *Mammuthus primigenius*, Greven-Bockholt

Abstract

Fossil blowfly puparia were discovered from a woolly mammoth skull out of Pleistocene fluviatile sediments of the river Ems in Westphalia, Germany. Micro-computed tomography, stereo- and scanning electron microscopy were used to determine the fossil puparia as *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830). Nowadays, this blowfly species is one of the best cold adapted flies and is mostly found on carcasses of humans and large mammals. Due to its lifecycle we assume, that the mammoth skull including the fly puparia were under water during the embedding. There, the skull was filled by fluviatile sediments and the puparia, which were fragile under dry conditions, were compressed and preserved without being destroyed.

Keywords: Calliphoridae, *Protophormia terraenovae*, mammoth, *Mammuthus primigenius*, Greven-Bockholt

Einleitung

Die Kaltphasen des Pleistozäns sind durch an Kälte angepasste Großsäuger wie das Wollhaarmammut (*Mammuthus primigenius* [Blumenbach, 1799]) und das Wollnashorn (*Coelodonta antiquitatis* [Blumenbach, 1799]) geprägt (Koenigswald 2007). Fossilreste beider Arten sind aus verschiedenen Fundstellen in Westfalen bekannt (z.B. Siegfried 1959; 1983; Schellhorn & Schlösser 2021).

Im September 2015 wurden aus einer Tiefentsandung in der Bauerschaft Bockholt (Stadt Greven, Kreis Steinfurt), 6 km südöstlich von Gimble und 13 km nördlich von Münster (Abb. 1A), zahlreiche Teile eines Mammutschädels (WMNM P64745) zu Tage gefördert. Der Baggersee liegt nahe der Ems (Abb. 1B) im nördlichen Münsterland (UTM-Koordinaten: Z 32U; E 408546,1; N 5767704,5).

Beim Reinigen der größeren Schädelfragmente wurden im Teil des Neurocraniums, dem Gehirnschädel (Abb. 2A), von einem der Autoren (MS) 13 fossile Fliegenpuparien entdeckt (Abb. 3).

Aus der mittlerweile stillgelegten Tiefentsandung förderte das sogenannte Werk „Schiffahrt“ der Baustoffwerke Münster/Osnabrück GmbH & Co. KG (vormals Sandgrube Schencking) seit den späten 1970er Jahren Sand für die Kalksandsteinherstellung. Die fluviatilen Sande stammen überwiegend aus der Weichselzeit (vor allem Früh- und Spätglazial) und zu

einem geringen Anteil aus holozänen Flussablagerungen der Ems.

Seit Abbaubeginn wurden regelmäßig pleistozäne Knochen und Zähne sowie mittelpaläolithische bis mittelalterliche Artefakte geborgen (Niemeyer 1984a, b, 1992; Reimann & Schlösser 2004; Reimann 2006; Schlösser 1992; 1998; 2007; 2013; 2017; Stapel & Schlösser 2014; Stapel et al. 2015; Stapel 2016). Der größte Teil der Funde umfasst eine Sammlung von ca. 20.000 Fundobjekten, unter denen auch die Teile des Mammutschädels WMNM P64745 zu finden sind. Die Sammlung wurde im August 1989 durch einen der Autoren (MS) angelegt und bis April 2022 ergänzt. Derzeit wird sie im LWL-Museum für Naturkunde in Münster inventarisiert. Weitere Fundstücke befinden sich in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Westfälischen Wilhelms-Universität-Münster (WWU), im Magazin der LWL-Archäologie für Westfalen und in diversen Privatsammlungen.

Die Fliegenpuppen aus dem Mammutschädel sind der erste dokumentierte Nachweis derartiger Insekten in pleistozänen Sedimenten der Ems. Auch in anderen Regionen werden solche Funde relativ selten beobachtet (Mähler et al. 2016). Puppen eiszeitlicher Fliegen sind beispielsweise aus Bottrop, Bocholt, Darmstadt, Löhne und den Niederlanden bekannt (Heinrich 1987; Niemeyer 1987; Mahler et al. 2016; Mol et al. 2020).

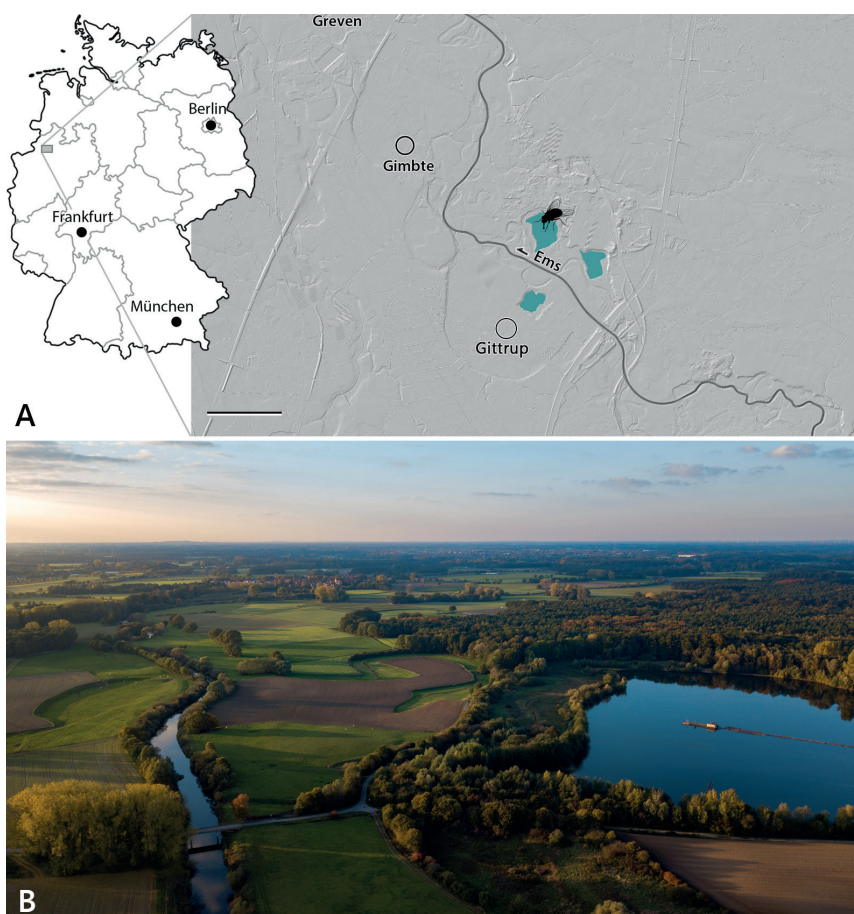


Abb. 1: **A** Lage der Fundstelle des Mammutschädels (WMNM P64745), in dem die fossilen Puparien gefunden wurden. Maßstab: 1000 m. **B** Foto der Tiefentsandung „Schiffahrt“ (rechts) in Gimble nahe der Ems (links) bei Münster.

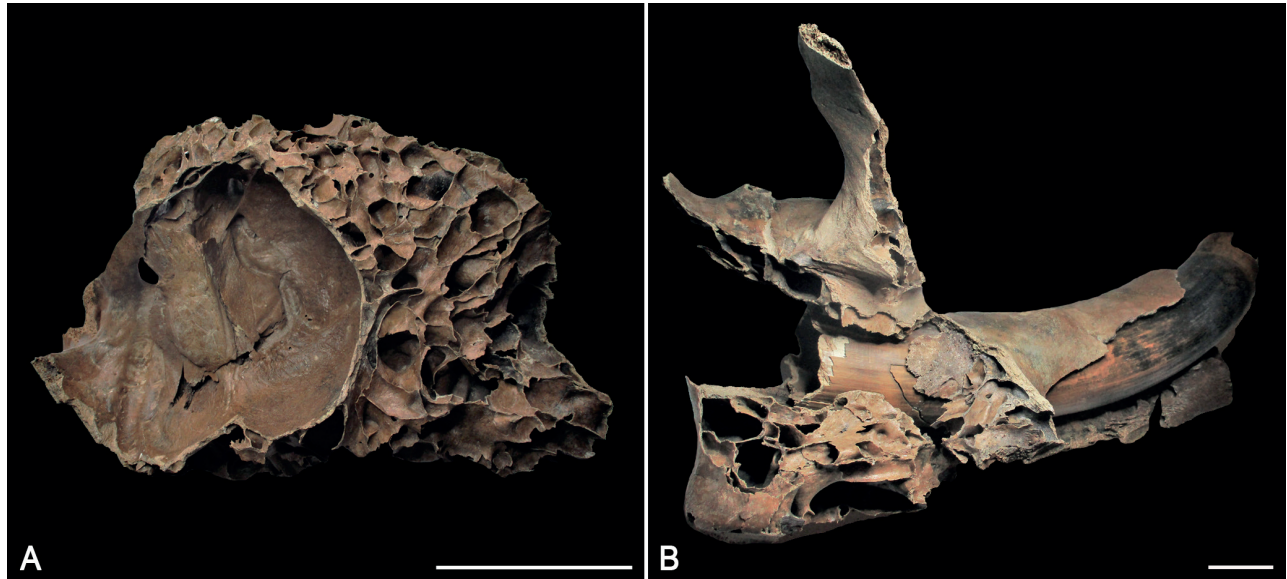


Abb. 2: Schädelfragmente eines *Mammuthus primigenius* (WMNM P64745) aus einer Tiefentsandung in Gimfte (Greven-Bockholt) bei Münster. **A** Fragment des Neurocraniums (Gehirnschädel). **B** Schädelfragment mit basalem Teil des Stoßzahns. Maßstab: 10 cm.

Abb. 3: Acht der 13 fossilen Fliegenpuparien aus dem Mammutschädel WMNM P64745. Maßstab: 5 mm.



Fund- und Befundsituation des Mammutschädels

Die Sandgewinnung im Werk „Schiffahrt“ erfolgt durch einen schwimmenden Saugbagger, der das mit Wasser angereicherte Fördergut auf höher gelegene Absetzbecken, sogenannte Spülfelder, pumpt (Abb. 4A). Das Wasser fließt anschließend über Sickerschächte, auch Mönche genannt, wieder in den Baggersee zurück. Zur Förderung der Sedimente wird das Saugrohr des Schwimmbaggers mit Hilfe einer Seilwinde auf den Grund des Sees abgesenkt. Neben der Einsaugöffnung mit einem Durchmesser von 27 cm befindet sich ein rotierender Schneidkopf, der das zu fördernde Sediment auflockert. Zwischen dem Saugrohr und der Förderpumpe des Baggers werden in einem grobmaschigen Fangkorb, dem sogenannten

Steinfang, größere Steine, Knochen und Hölzer aufgefangen um die Pumpe zu schonen (Abb. 4B).

Nicht selten setzen sich während des Pumpvorgangs größere Objekte vor die Einsaugöffnung des Förderrohres oder bleiben darin stecken. In solchen Fällen wird das Förderrohr mit der Seilwinde über den Wasserspiegel herausgehoben und die Objekte entfernt.

Nach den Angaben des Baggerfahrers befand sich während eines solchen Hebevorgangs auch der Mammutschädel, bzw. ein großer Teil des Schädelknochens, an der Saugöffnung des Förderrohres. Dieser löste sich aufgrund seines hohen Gewichts jedoch wieder von der Saugöffnung und sank auf den Grund des Baggersees zurück.



Abb. 4: **A** Spülfeld der Sandgrube Greven-Bockholt, aus dem kleinere Teile des Mammutschädels geborgen wurden. **B** Entleerung des Fangkorbs auf einem Schwimmbagger.

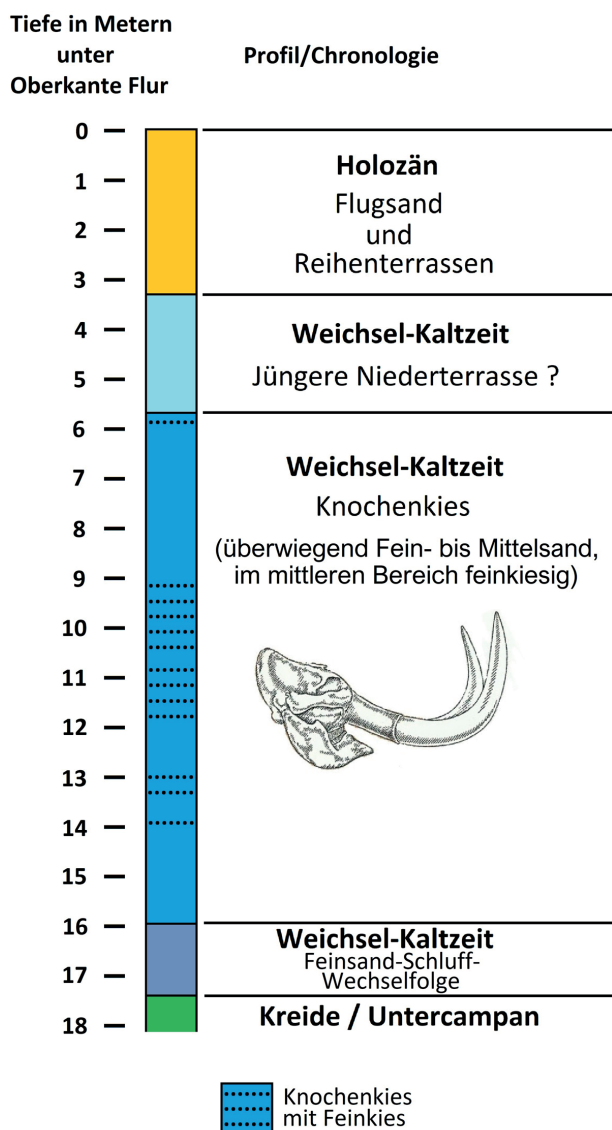


Abb. 5: Vereinfachtes Profil der Forschungsbohrung Gimble 3, nahe des Mammutschädelfundortes. Ansatzhöhe der Bohrung: 41,8 mNN.

Während der anschließenden Förderung wurde der Schädel erneut erfasst und durch den Schneidkopf des Saugrohres fragmentiert. Die größeren Teile wie das Fragment des Neurocraniums (Abb. 2A) mit den enthaltenen Fliegenpuparien sowie ein basales Stoßzahnfragment mit anpassenden Schädelteilen (Abb. 2B) landeten in dem Steinfang des Saugbaggers, während zahlreiche kleinere Fragmente auf das Spülfeld gepumpt und später geborgen wurden. Die fossilen Fliegenpuparien befanden sich in den aufgebrochenen Hohlräumen, den sogenannten Sinussen (Plural lat. Sinūs), des Kammersystems im oberen Teil des Neurocraniums neben dem Hirnhöhlenraum (Abb. 2A). Dieses wabenartige Hohlraumssystem, welches zu Lebzeiten mit Schleimhäuten ausgekleidet war, erlaubte die enorme Größe der Mammutschädel bei einem relativ geringen Gewicht.

Wie alt das Mammut zum Todeszeitpunkt war lässt sich aufgrund fehlender Backenzähne nur schwer abschätzen. Betrachtet man jedoch die Größe des Stoßzahnfragments könnte es sich um ein adultes, aber noch nicht ganz ausgewachsenes, Tier handeln. Aufgrund des Geschlechtsdimorphismus bei Mammuten ist aber auch ein ausgewachsenes, weibliches Tier denkbar, da Mammutkühe wesentlich kleinere Stoßzähne als die Bullen aufweisen (Lister & Bahn 1994; Boeskorov et al. 2020).

An der Fundposition des Mammutschädels wurden die meisten eiszeitlichen Knochen sowie der überwiegende Teil mittelpaläolithischer Artefakte zu Tage gefördert, die aus der Sandgrube „Schiffahrt“ bekannt sind. Einige Knochenfunde zeigen anthropogen verursachte Schlagmarken und sind laut ^{14}C -Datierungen älter als 45.000 Jahre. Die mittelpaläolithischen Stein-

geräte lassen sich typochronologisch den Keilmesserggruppen aus der Zeit des Neandertalers zuordnen und sind damit 80.000 bis 50.000 Jahre alt (Schlösser 1992; 1998; 2007; 2013). Ob es sich bei dem besagten Mammut um eine Jagdbeute handelt ist jedoch nicht feststellbar.

In einem Schädelhohlraum befanden sich relativ fest anhaftende Sedimente aus einem Fein- bis Grobsand mit Feinkiesanteilen in einer kalkhaltigen, tonig-schluffigen Matrix. Der Grobsand sowie der Feinkies bestehen zum Teil aus nordischen Komponenten (umgelagertes Geschiebematerial). Aufgrund dieser lithologischen Hinweise stammt der Schädel aus dem sogenannten Knochenkies, der chronologisch in die frühe Weichsel-Kaltzeit eingestuft wird und in Greven den untersten Sedimentkomplex der älteren Niederterrasse bildet (Speetzen 1990; Skupin & Staude 1995). Auf eine genauere stratigraphische Position des Schädels könnte die Forschungsbohrung Gimble 3 hindeuten, die 1989 vom Geologischen Dienst NRW durchgeführt wurde. Da der Baggersee seit dieser Zeit enorm vergrößert wurde, befindet sich der Bohrpunkt heute innerhalb des Sees nahe der Fundposition des Mammutschädels. Sedimente, die den anhaftenden Sedimenten des Schädels entsprechen, wurden in einer Tiefe von ca. 9,2 bis 14,0 m unter der Geländeoberfläche und ca. 6,6 bis 11,4 m unterhalb des Wasserspiegels erbohrt (Abb. 5).

Methoden

Während der Reinigung des größten Schädelfragments (Abb. 2A) wurden insgesamt 13 Fliegenpuparien entdeckt. Sie werden im LWL-Museum für Naturkunde in Münster unter der Inventarnummer WMNM P88371 geführt. Drei Puparien (WMNM P88371-03 bis -05) wurden zunächst mit einem Mikro-Computertomographen (phoenix|x-ray v|tomex s 240) am Institut für Geowissenschaften, Universität Bonn, gescannt. Die Scans wurden mit 80 kV und 80 μ A durchgeführt und haben eine isotrope Voxelgröße von 0,006 mm. Für jeden Scan wurden 1000 Bilder erzeugt, die anschließend mit dem Programm VG Studio Max 3.2 nachbearbeitet wurden. Das Programm Avizo 8 diente anschließend zur Segmentierung der Mundwerkzeuge.

Die Puparien wurden in einem Ultraschallbad gereinigt und unter einem Stereomikroskop untersucht. Ein Puparium (WMNM P88371-04) wurde während der Untersuchung geöffnet, um die Mundwerkzeuge der ehemaligen Fliegenmade zu entnehmen. Die Überreste des Pupariums sowie das noch verschlossene fossile Puparium mit der Inventarnummer WMNM P88371-02 wurden auf einen Objektträger überführt und für 90 Sekunden mit Palladium bedampft. Die Proben wurden unverzüglich

mit einem Rasterelektronenmikroskop gescannt, um die detaillierten Ultrastrukturen der Objekte zu dokumentieren. Die Puparien konnten zwar nicht vollständig gereinigt werden, eine Freilegung artspezifischer Merkmale war aber möglich. Zur Identifikation der Art diente hierbei ein rezent Exemplar aus der Publikation von Mahler et al. (2016), der Identifikationsschlüssel für Puparien forensisch relevanter Schmeißfliegen (Reiter & Wollenek 1983) und der Identifikationsschlüssel für Fliegenmaden des dritten Larvenstadiums forensisch relevanter Schmeißfliegen Europas und des Mittelmeerraums (Szpila 2010).

Beschreibung der fossilen Puparien

Die fossilen Puparien sind äußerlich vollständig erhalten, grau bis grau-braun, überwiegend flachgedrückt und weisen eine Länge von 5,69–8,84 mm auf (Abb. 6A; Tab. 1).

Die abgestoßenen Mundhaken der Made, die sich am vorderen Ende des Pupariums, dem Deckel, finden lassen, sind im Fossil WMNM P88371-04 sehr gut erhalten (Abb. 7A). Sie zeigen die gleichen morphologischen Merkmale wie die fossilen Exemplare, die von Mahler et al. (2016) beschrieben wurden. Zudem weisen sie die gleichen Merkmale auf, die auch aus den rezenten Maden der Art *Protophormia terraenovae* bekannt sind (Szpila 2010; siehe auch Abb. 7A,B). Basierend auf den μ -CT-Daten konnten zudem nicht nur die Mundhaken, sondern auch das Intermediär-Sklerit der Fliegenmade des dritten Larvenstadiums rekonstruiert werden (Abb. 8). Die Hakenkränze, die die Puparien am Ende jedes Segments umlaufen, sind sehr schlecht erhalten oder von Sediment bedeckt. Dennoch ist die dreieckige Struktur der sog. „Spines“ mit einer breiten

Tab. 1: Länge und Form der Fliegenpuparien aus der Sandgrube „Schiffahrt“; WMNM, Westfälisches Museum für Naturkunde Münster

Sammlungsnummer	Länge [mm]	Form
WMNM P88371-01	6,73	teilweise flachgedrückt
WMNM P88371-02	6,31	nicht flachgedrückt
WMNM P88371-03	8,57	teilweise flachgedrückt
WMNM P88371-04	7,1	teilweise flachgedrückt
WMNM P88371-05	8,84	nicht flachgedrückt
WMNM P88371-06	6,38	flachgedrückt
WMNM P88371-07	7,31	flachgedrückt
WMNM P88371-08	6,85	flachgedrückt
WMNM P88371-09	6,37	flachgedrückt
WMNM P88371-10	5,69	flachgedrückt
WMNM P88371-11	7,28	flachgedrückt
WMNM P88371-12	6,76	flachgedrückt
WMNM P88371-13	8,21	flachgedrückt

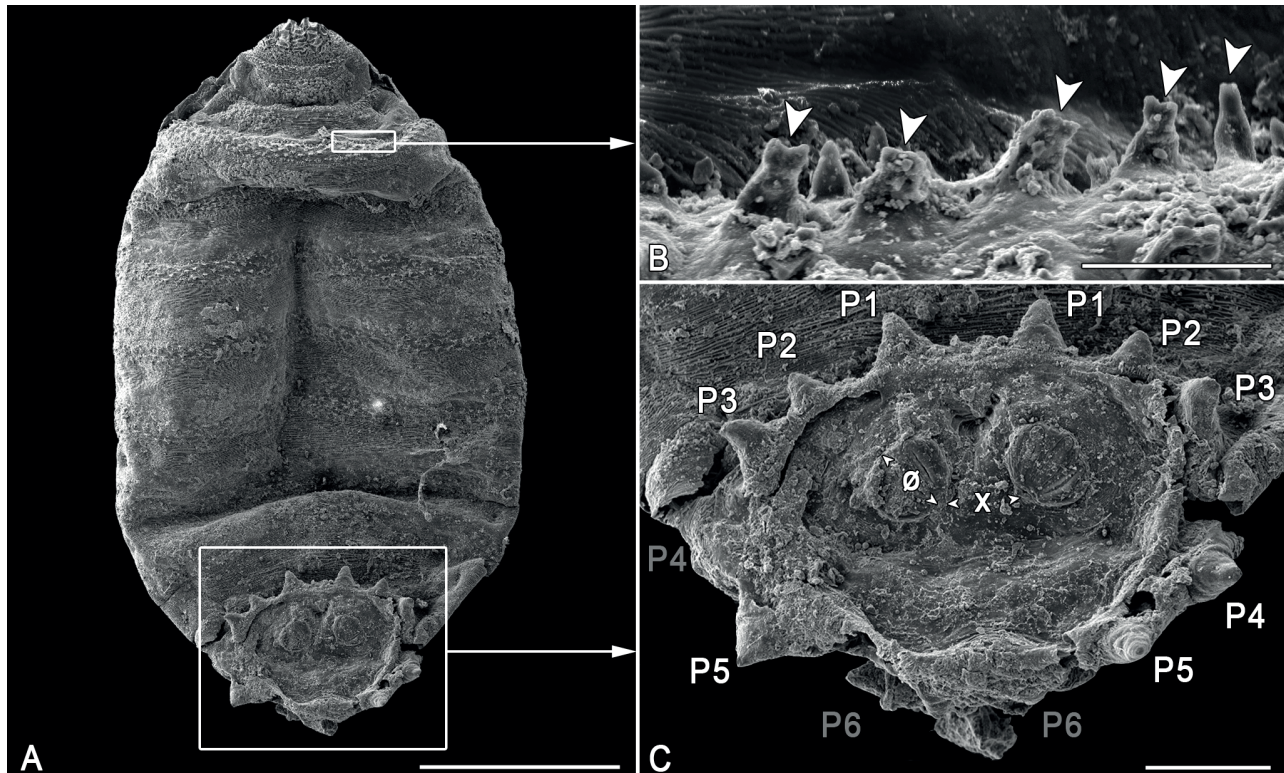


Abb. 6: REM-Bilder eines fossilen Schmeißfliegenpupariums. **A** Vollständiges Fossil eines Fliegenpupariums (WMNM P88371-02); Maßstab: 2 mm. **B** „Spines“ des dritten Thorakal-Segments mit breiter Basis nach oben dünn zulaufend mit ein bis zwei abradierten Spitzen. Maßstab: 0,1 mm. **C** Analbereich mit sechs großen, paarigen Papillen (P1-P6) und zwei Stigmenplatten mit jeweils 3 schlitzartigen Tracheenöffnungen. Maßstab: 0,5 mm. P - Papille; x - Abstand zwischen den Stigmenplatten; ø - Durchmesser der Stigmenplatte.

Basis eindeutig zu erkennen. Die „Spines“ des dritten Thorakal-Segments von *P. terraenovae* besitzen überwiegend ein bis zwei Spitzen, die bei WMNM P88371-04 stark abradiert sind (Abb. 6B und 7E,F).

Das Tracheen-Feld am hinteren Ende der Puparien ist flach bis konkav mit zwei rundlichen Stigmenplatten, die jeweils drei schlitzartige Tracheenöffnungen aufweisen (Abb. 6A,C und 7C,D). Am Rand des Tracheen-Felds finden sich sechs Paare großer Papillen, bei denen Papille 2 kleiner als Papille 1 und Papille 3 ist (Abb. 6C). Des Weiteren ist Papille 5 am größten. Der Abstand zwischen den beiden Papillen 1 ist kürzer als der Abstand von Papille 1 zu Papille 3 ($P1-P1 < P1-P3$). Der Abstand x zwischen den Stigmenplatten weist ungefähr denselben Wert auf wie der Durchmesser ø einer Stigmenplatte ($x = ø$) (Abb. 6C). Zusammengefasst lassen sich die fossilen Überreste somit der Schmeißfliegen-Art *Protophormia terraenovae* zuordnen.

Systematik

Klasse: Insecta Linnaeus, 1758

Ordnung: Diptera Linnaeus, 1758

Familie: Calliphoridae Brauer & Bergenstamm, 1889

Gattung: *Protophormia* Townsend, 1908

Art: *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830)

Entwicklungsstadium

Die vorliegenden Puparien sind vollständig entwickelt und weisen keine Merkmale eines unmittelbar bevorstehenden Schlupfes auf. Das Puppenstadium macht ca. 50 % der juvenilen Entwicklungszeit aus (Zajac & Amendt 2012), während die Gesamtdauer der Entwicklung maßgeblich von der Umgebungstemperatur beeinflusst wird. Nach der Umwandlung zur Fliege, schlüpft das Tier aus dem Puparium in dem der sogenannte Deckel „abgesprengt“ wird (Peters 1999). Solche verlassenen Puparien liegen in diesem Fall nicht vor.

Diskussion

Protophormia terraenovae ist eine noch heute lebende Fliegenart mit holarktischer Verbreitung und vor allem in kälteren Regionen anzutreffen (Grassberger & Reiter 2002).

In der Schafzucht ist diese Fliegen-Art, neben anderen Arten wie *Lucilia sericata* oder *Calliphora vomitoria*, als Erreger der Wundmyiasis bekannt (Holdaway 1932, Haddow & Thomson 1937). Durch Urin und Faeces verunreinigtes, sowie durch Schweiß und Regen dauerhaft feuchtgehaltenes Fell, kann es zu so genanntem „Wundschlag“ kommen (Holdaway 1932). Bei diesem Prozess werden die Keratin-Fasern des Fells durch Bakterien wie *Pseudomonas aerugi-*

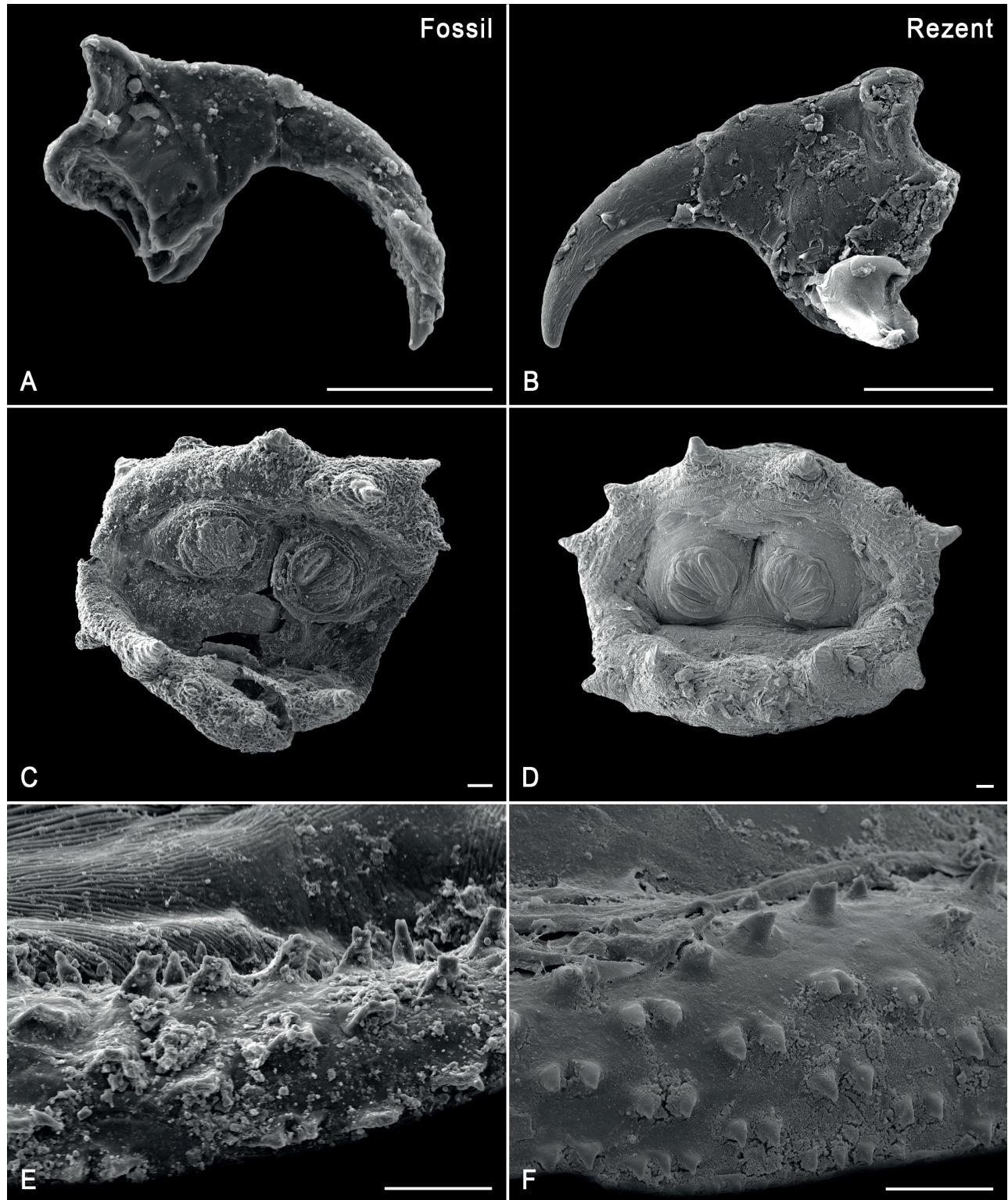


Abb. 7: REM-Bilder einiger artspezifischer Merkmale von *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830). Die Bilder A-F zeigen die Merkmale der fossilen Überreste im Vergleich zu den Merkmalen einer rezenten Probe. **A** Linker Mundhaken der fossilen Probe WMNM P88371-04 (mediale Ansicht). **B** Linker Mundhaken einer rezenten Fliegenmade (laterale Ansicht). **C** und **D** Analbereich mit sechs großen, paarigen Papillen und zwei Stigmenplatten mit jeweils 3 schlitzartigen Tracheenöffnungen [C: fossil; D: rezent]. **E** und **F** „Spines“ des dritten Thorakal-Segments mit breiter Basis nach oben dünn zulaufend mit ein bis zwei abradierten Spitzen [E: fossil; F: rezent]. Maßstab: 0,1 mm.

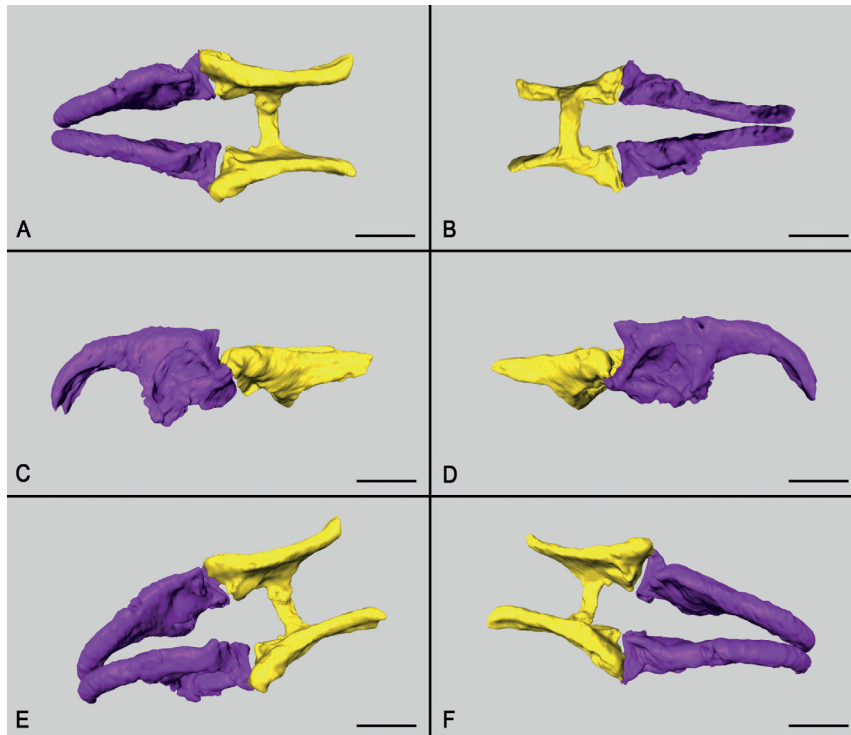


Abb. 8: 3D-Rekonstruktion zweier Mundhaken und des Intermediär-Sklerits aus einem fossilen Fliegenpuparium von *Protophormia terraenovae* (WMNM P88371-13). **A** Dorsal. **B** Ventral. **C** Lateral links. **D** Lateral rechts. **E** Dorsolateral links. **F** Dorsolateral rechts. Maßstab: 0,1 mm.

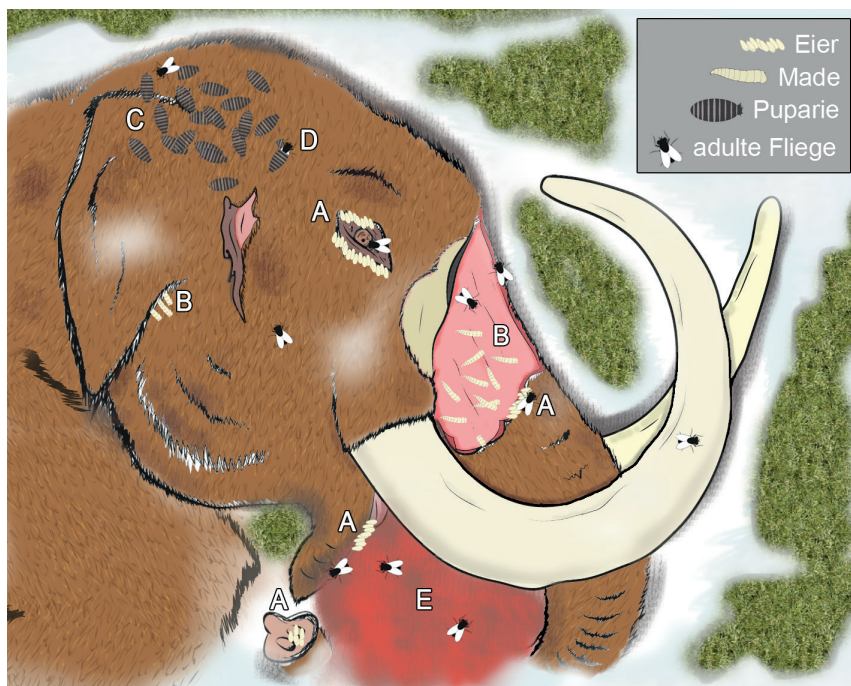


Abb. 9: Besiedlung eines Mammut-Kadavers durch Generationen von Schmeißfliegen. Nach der Eiablage an diversen Körperöffnungen (**A**) schlüpfen die Maden und fressen vom nekrotischen Gewebe (**B**), bis sie sich verpuppen (**C**) und letztendlich als adulte Tiere schlüpfen (**D**) um wieder Eier abzulegen (**A**). Die adulten Tiere ernähren sich währenddessen von diversen Körperflüssigkeiten (**E**).

nosa zersetzt und es kommt zu Entzündungserscheinungen der Haut (Holdaway 1932). Durch die wunden Stellen werden Schmeißfliegen angelockt, die ihre Eier in den offenen Hautstellen ablegen und deren Maden sich von dem entzündeten Fleisch ernähren. Die Maden wandern zur Verpuppung nicht ab, sondern verbleiben im Flies der lebenden Tiere (Haddow & Thomson 1937).

Für unseren Fall ist jedoch ein anderer ökologischer Aspekt dieser Tierart interessanter. *Protophormia terraenovae* ist die kältetoleranteste Art aller bekannten Schmeißfliegen und wird sogar noch in

den Wintermonaten auf Tierkadavern und menschlichen Leichen gefunden (Byrd & Castner 2010). Des Weiteren lassen Laborstudien und Feldversuche vermuten, dass sich diese Art in kühleren Regionen auf größere Tiere spezialisiert hat (Greenberg & Tantawi 1993). Wird ein Kadaver von den Fliegen entdeckt, werden Eier an allen erreichbaren Körperöffnungen abgelegt (Abb. 9).

Hierzu zählen vor allem Augen, Ohren, Mund und Nase, aber auch After und offene Wunden sind bevorzugte Ablageplätze. Von diesen Stellen gelangen die Fliegenmaden nach dem Schlupf besonders schnell an

leicht zu verwertendes Weichgewebe wie beispielsweise Schleimhäute, ohne dass die Hautbarriere des Kadavers überwunden werden muss. Während des Fressvorgangs wird das Gewebe mit Hilfe von Mundhaken (Abb. 7A, B und Abb. 8) regelrecht abgeraspelt. Mit sogenannten Hakenkränzen (Abb. 6B und 7E,F), die sich auf der Körperoberfläche der Maden befinden, verankern sich die Fliegenlarven im Gewebe des Kadavers und dringen mit pulsierenden Vorwärtsbewegungen immer tiefer in das verwesende Fleisch vor. Durch die schlitzartigen Tracheenöffnungen, die sich auf den zwei Stigmenplatten des letzten Abdominal-Segments befinden, sind die Maden in der Lage während des Fressvorgangs weiter zu atmen. Nachdem die Maden die drei Larvenstadien durchlaufen haben, verpuppen sie sich. Im Gegensatz zu den meisten anderen Schmeißfliegenarten verlassen die Maden der Art *P. terraenovae* den Kadaver seltener und verpuppen sich zumeist an oder auf ihm (Benecke 1998). Bei diesem Prozess verhärtet sich die Haut des letzten Larvenstadiums und die inneren Organe und Strukturen der Made werden komplett ab- und

umgebaut. Lediglich die Mundwerkzeuge, das sogenannte Cephalopharyngalskelett sowie die verhärtete Haut der ursprünglichen Made bleiben erhalten. Die Verpuppung findet nicht nur bei lebenden, sondern auch bei toten Wirtstieren zumeist im Fell des befallenen Individuums statt.

Die fossil überlieferten Puparien haben sich innerhalb der pneumatisierten Bereiche (Abb. 2) des Mammutschädels erhalten. Wie sie dort hineingelangten lässt sich wie folgt erklären. Im Nasenknochen von Elefanten und Mammuts, dem Nasale, befinden sich mehrere Öffnungen, sogenannte Foramina (Abb. 10A,B), die mit dem wabenartigen Hohlraumssystem des Schädelknochens in Verbindung stehen (van der Merwe et al. 1995). Aber auch der Rachenraum ist über die sogenannte Choanenöffnung (Abb. 10C) mit dem Nasenraum verbunden (van der Merwe et al. 1995), der in die pneumatisierten Areale führt. Ein interessanter Aspekt aus der forensischen Medizin ist zudem, dass Fliegenmaden häufig in der Kopfkapsel von menschlichen Leichen gefunden werden, da sie sich durch die Augen und Augen-



Abb. 10: Schädel des Ahleener Mammuts im Geomuseum der Universität Münster. **A** Frontalansicht mit Teilen des postcranialen Skeletts. **B** Frontalansicht mit Blick auf das Nasenbein (Nasale) und die Öffnungen (Nasal Foramina), die zum pneumatisierten Innenraum des Schädelknochens führen. **C** Ventralansicht mit Blick auf das Gaumenbein (Palatinum) und die paarige Öffnung zum Nasenraum (Choanen). ch - Choanen; m - Mandibula; nf - Nasal Foramina; p - Palatinum. Foto: LWL/Steinweg.

höhlen zum Gehirn durchgefressen haben (Benecke, persönliche Kommunikation).

Somit könnten die Fliegenmaden durch den Rüssel oder, was wahrscheinlicher ist, durch die Augen und den Mund-Rachenraum, in den Schädel eingewandert sein und sich dort von den Schleimhäuten des Wabensystems ernährt und verpuppt haben.

Eine Besiedlung des Mammutkadavers durch *P. terraenovae* über mehrere Generationen hinweg, ist zusätzlich denkbar. Solch eine Besiedlung von mehreren Generationen einer Fliegenart ist im Übrigen auch aus der forensischen Entomologie bekannt. Ein Beispiel aus Finnland beschreibt den Befall einer teilmumifizierten menschlichen Leiche durch *P. terraenovae* (Pohjoismäki et al. 2010). Die Fliegenmaden hatten sich in dem Wollpullover der Leiche verpuppt und mehrere Generationen dieser Fliegenart hatten auf und in dem Schädel der Leiche gebrütet, so dass die Puparien zudem aus Augen und Mund herausquollen (Pohjoismäki et al. 2010).

Zur Zeit der Einbettung des Mammutschädels waren die Fliegenmaden schon so weit in den Schädel vorgedrungen, dass sie sich in diesem verpuppt hatten. Die Fliegenmaden, die sich im Schädel des Mammut entwickelt und verpuppt hatten, wurden in diesem eingeschlossen. Innerhalb des Schädels waren die fragilen Puparien sogar vor eventuellen Umlagerungsereignissen geschützt.

Dass die gefundenen Exemplare keine Merkmale eines unmittelbar bevorstehenden Schlupfes aufweisen, ist bedingt aussagekräftig im Hinblick auf die Entstehung der Fossilien.

Die Fliegenmaden leben subaerisch und müssen sich unter diesen Bedingungen auch bis zum vorliegenden Stand entwickelt haben. Auch wenn die Puppen von *P. terraenovae* generell eine Sedimenttiefe von bis zu 120 cm und eine Dauer von 4 Tagen unter Wasser überstehen können, haben sie in diesem Fall nicht überlebt (Singh & Greenberg 1994; Balme et al. 2012). Nach den ersten Tagen der Verpuppung kommt es im Inneren der Puparien zu einer Auflösung der larvalen Zellen, so dass die Zellkerne in der Hämolymphe treiben, und zu einem Abbau larvaler Muskulatur (Zajac & Amendt 2012). Eine Einbettung in mehr als 120 cm Tiefe und/oder ein Aufenthalt von mehr als 4 Tagen unter Wasser, während der ersten Tage nach der Verpuppung, würden zu einem Entwicklungsstopp der Tiere führen und eine Auflösung der Individuen im Inneren der Puparien zur Folge haben.

Da die Puparien zum größten Teil flachgedrückt waren, scheint es, dass der Schädel samt der gefun-

denen Puparien noch vor dem Schlupf der Tiere unter Wasser gelegen hatte, da die eigentlich sehr brüchigen Gehäuse unter Wasser flexibler werden und sich zerstörungsfrei zusammendrücken lassen (Abb. 11 A-C). Es ist also anzunehmen, dass sich die Umgebungsverhältnisse der Fliegenmaden noch zu deren Lebzeiten geändert haben. Die Maden lebten zunächst in den mit Luft gefüllten Hohlräumen des Neurocraniums, wurden anschließend durch eine Umlagerung des Schädels ins Wasser oder durch ein Steigen des Wasserspiegels eingeweicht und zum Schluss durch Sedimentauflast kompaktiert. Erst nach dem Austrocknen der Puparien wurden diese wieder brüchig und fragil (Abb. 11 D-F). Die veränderten Umgebungsverhältnisse können auf einen gestiegenen Wasserspiegel um den Mammutschädel oder dessen Umlagerung innerhalb der Ems erklärt werden.

Ein Abfall der Umgebungstemperaturen könnte ebenfalls zum Abtöten der Fliegenmaden geführt und somit die Entwicklung bis zum Schlupf unterbrochen haben. Laboruntersuchungen mit konstanten Temperaturen zeigten, dass die Maden der rezenten Vertreter der Art *P. terraenovae* Umgebungstemperaturen von mindestens 10,3 °C benötigten, um aus dem Ei zu schlüpfen (Anderson & Warren 2011). Damit die Tiere einen kompletten Lebenszyklus durchlaufen konnten, waren hingegen Temperaturen von 11 bis 13 °C notwendig, wobei die Überlebensrate bei ca. 97 % lag. Erst konstante Temperaturen von etwas über 15 °C führten zu einem verlustfreien Schlupf der Fliegen (Warren & Anderson 2013). Diese Daten sind jedoch nicht ohne weiteres auf die Geschehnisse in der Natur übertragbar. In der Natur kommt es auf Kadavern größerer Tiere regelmäßig zur Ansammlung von Madenmassen (Wells & LaMotte 1965; Marchenko 2001), in denen die Kern-Temperatur bis zu 45 °C betragen kann. Diese enormen Temperaturen werden selbst dann erreicht, wenn die Umgebungstemperaturen nur bei 4–15 °C liegen (Marchenko 2001). Durch die Aktivität der Maden in diesen Massenansammlungen und die daraus resultierenden Temperaturerhöhungen im Massenkern werden auf dem Kadaver bessere Bedingungen für die Larval-Entwicklung geschaffen und das Überleben der Art bei Temperatureinbrüchen sichergestellt. Dieses Phänomen wird in der Literatur auch als „Maggot-Mass-Effect“ bezeichnet (Wells & LaMotte 1995) und konnte des Öfteren in kälteren Regionen bei der Art *P. terraenovae* beobachtet werden (Greenberg & Tantawi 1993).



Abb. 11: Stereomikroskopische Aufnahmen zweier geöffneten Fliegenpuparien der rezenten Schmeißfliege *Calliphora vicina*. **A** Puparium nach 2 Tagen in Leitungswasser mit Klemmzange fixiert. **B** Das Puparium aus A mit Klemmzange zusammengedrückt. **C** Puparium aus A und B nach Zusammendrücken wieder in ursprünglicher Form. **D** Puparium trocken mit Klemmzange fixiert. **E** Puparium aus D mit Klemmzange zusammengedrückt. **F** Puparium aus D und E nach dem Zusammendrücken zerbrochen und in zwei Teile geteilt. Maßstab: 1 mm.

Dank

Wir danken Thomas Martin (IGPB) für die Bereitstellung des μ -CTs. Des Weiteren danken wir Julia A. Schultz, Wighart von Koenigswald, Peter Göddertz und Olaf Dülfer (alle IGPB) für die tolle Unterstützung. Wir danken besonders Torsten Wappler, Mark Benecke und Kristina Baumjohann für das Begutachten des Manuskriptes und die hilfreichen Hinweise. BM dankt seiner Frau Malina Gupta-Mähler für die Unterstützung. BM dankt zudem der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) als Teil der DFG-Forschungsgruppe FOR 2685 „Die Grenzen des Fossilberichts: Analytische und experimentelle Ansätze zum Verständnis der Fossilisation“. Dies ist Beitrag 52 der DFG Forschungsgruppe FOR2685.

Literatur

- Anderson, G.S. & Warren, J.-A. 2011: Establishing lower development thresholds for a common blowfly: For use in estimating elapsed time since death using entomological methods. – Defence Research and Development Canada. – Centre for Security Science, Contract Report 23: 1-35.
- Balme, G.R., Denning, S.S., Cammack, J.A. & Watson, D.W. 2012: Blow flies (Diptera: Calliphoridae) survive burial: Evidence of ascending vertical dispersal. – Forensic Science International 216: e1-e4.
- Benecke, M. 1998: Six forensic entomology cases: Description and commentary. – Journal of Forensic Science 43: 797-805.
- Blumenbach, J.F. 1799: Handbuch der Naturgeschichte. Göttingen: Johann Christian Dieterich.
- Boeskorov, G., Tikhonov, A., Shchelchkova, M., Ballard, J.P. & Mol, D. 2020: Big tuskers: Maximum sizes of tusks in woolly mammoths – *Mammuthus primigenius* (Blumenbach) – from East Siberia. – Quaternary International 537: 88-96.
- Brauer, F. & von Bergenstamm, J.E. 1889: Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. IV. Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria schizometopa (exclusive Anthomyidae). – Denkschriften der Akademie der Wissenschaften, Wien 56: 69-180.
- Byrd, J.H. & Castner, J.L. 2010: Forensic Entomology: The utility of Arthropods in Legal Investigations. – I Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Dettner, K & Peters, W. 1999: Lehrbuch der Entomologie. Stuttgart; Jena; Lübeck; Ulm: Gustav Fischer Verlag.
- Grassberger, M. & Reiter, C. 2002: Effect of temperature on development of the forensically important holarctic blow fly *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy) (Diptera: Calliphoridae). – Forensic Sciences International 128: 177-182.
- Greenberg, B. & Tantawi, T. 1993: Different developmental strategies in two boreal blow flies (Diptera: Calliphoridae). – Journal of Medical Entomology 30: 481-484.
- Haddow, A.J. & Muirhead Thomson, R.C. 1937: Sheep myiasis in South-West Scotland, with special reference to the species involved. – Parasitology 29: 96-116.
- Heinrich, A. 1987: Geologie und Vorgeschichte Bottrops. Geschichte Bottrops, Band 1. – Historische Gesellschaft Bottrop (Hrsg.).
- Holdaway, F.G. 1932: Fly strike of sheep: A natural phenomenon. – Journal of the Council for Scientific and Industrial Research 5: 205-211.
- Koenigswald, W.v. 2007: Mammalian faunas from the interglacial periods in Central Europe and their stratigraphic correlation. In: Sirocko, F., Claussen, M., Sánchez Goñi, M. F. & Litt, T., (eds.). – Developments in Quaternary Sciences, 445-454. Amsterdam: Elsevier.
- Linnaeus, C. 1758: Systema naturae. Regnum animale. – Leipzig: Engelmann Verlag.
- Lister, A. & Bahn, P. 1994: Mammoths. – New York: Mac-Millan.
- Marchenko, M.I. 2001: Medicolegal relevance of cadaver entomofauna for the determination of the time of death. – Forensic Science International 120: 89-109.
- Mähler, B., Wappler, T., Sanmugaraja, M., Menger, F. & von Koenigswald, W. 2016: Upper Pleistocene blow flies (Diptera: Calliphoridae) trapped in fossilized crania of large mammals discovered from gravel pits in the Rhine rift valley from Hesse (Germany). – Palaeontologia Electronica 19.2.13A: 1-12.
- Mol, D., Langeveld, B., Möllmann, E., Hoekman, A., Bakker, R., & Wildschut, H. 2020: Das Mammutbuch. Dortmund: Freunde und Förderer des Naturmuseums Dortmund e.V..
- Niemeyer, J. 1984a: Paläontologische Bodendenkmalpflege. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 1: 127-138.
- Niemeyer, J. 1984b: Paläontologische Bodendenkmalpflege. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 2: 127-216.
- Niemeyer, J. 1987: Paläontologische Bodendenkmalpflege. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 5: 515-530.
- Niemeyer, J. 1992: Paläontologische Bodendenkmalpflege. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 7: 83-102.
- Pohjoismäki, J.L.O., Karhunen, P.J., Goebeler, S., Saukko, P. & Sääksjärvi, I.E. 2010: Indoors forensic entomology: Colonization of human remains in closed environments by specific species of sarcosaprophagous flies. – Forensic Science International 199: 38-42.
- Reimann, C.K. 2006: Die Fauna der pleistozänen bis holozänen Fundstelle „Sandgrube Schifffahrt“ bei Greven im Münsterland sowie Möglichkeiten der Abschätzung des Liegealters von Säugetierknochen aus fluviatilen Ablagerungen anhand ihrer Farbe, Histologie, Elementgehalt und Aminosäurerazemisierung (AAR). – Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie 60: 1-237.
- Reimann, C.K. & Schlösser, M. 2004: Cut- and bite-marks on Pleistocene and Holocene mammal bones. In: The Palaeontological Association (ed.), Newsletter 57. – Palaeontological Association Annual Meeting Lille 2004, Abstracts with program (Aberystwyth), S. 177.
- Reiter, C. & Wollenek, G. 1983: Zur Artbestimmung der Puparien forensisch bedeutsamer Schmeißfliegen. – Zeitschrift für Rechtsmedizin 91: 61-69.
- Robineau-Desvoidy, J.B. 1830. Essai sur les Myodaires. In: A l'Académie des Sciences de l'Institut de France (Hrsg.). – Mémoires. Paris: Gauthier-Villars.
- Schellhorn, R. & Schlösser, M. 2021: A partial distal forelimb of a woolly rhino (*Coelodonta antiquitatis*) from Wadersloh (Westphalia, Germany) and insights from bone compactness. – Geologie und Paläontologie in Westfalen 94: 15-35.
- Schlösser, M. 1992: Greven-Bockholt und Münster-Gittrup, zwei Fundplätze des Micoquien in der

- Westfälischen Tiefebene. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 8/A: 13-24.
- Schlösser, M. 1998. Weitere neue Fundplätze an Ems und Lippe. In: Westfälisches Museum für Archäologie (Hrsg.). Neandertaler und Co., Neues zur Steinzeit in Westfalen vom Fundplatz Warendorf, 36-39. Begleitbuch zur Ausstellung vom 29.11.1998-20.06.1999 im Westfälischen Museum für Archäologie in Münster.
- Schlösser, M. 2007: Greven-Bockholt, Kreis Steinfurt (MKZ 3912, 66a), Fundchronik 1991-1995. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 10: 260-269.
- Schlösser, M. 2013. Greven-Bockholt: Jagd auf eiszeitliche Steppenwisente, Wildpferde und Rentiere? In: Baales, M., Pollmann, H.-O. & Stapel, B. (Hrsg.). Westfalen in der Alt- und Mittelsteinzeit, 66-68. Münster: Griebisch & Rochol Druck GmbH & Co. KG.
- Schlösser, M. 2016: Ein Gerät aus rotem Helgoländer Feuerstein und eine Flintsichel – Importstücke in Greven. – Archäologie in Westfalen-Lippe 6: 42-45.
- Siegfried, P. 1959: Das Mammut von Ahlen. – Paläontologische Zeitschrift 33 172–184.
- Siegfried, P. 1983: Fossilien Westfalens – Eiszeitliche Säugetiere – Eine Osteologie pleistozäner Säugetiere. – Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie 60: 1-163.
- Singh, D. & Greenberg, B. 1994: Survival after submergence in the pupae of five species of blow flies (Diptera: Calliphoridae). – Journal of Medical Entomology 31: 757-759.
- Skupin, K. & Staude, H. 1995. Quartär. In: Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen (Hrsg.). Geologie im Münsterland, 71-95. Krefeld: Druck & Media GmbH.
- Speetzen, E. 1990: Die Entwicklung der Flußsysteme in der Westfälischen Bucht (NW-Deutschland) während des Känozoikums. – Geologie und Paläontologie in Westfalen 16: 7-25.
- Stapel, B. 2015: Petri Heil vor 5000 Jahren in Greven-Bockholt. – Archäologie in Westfalen-Lippe 7: 48-50.
- Stapel, B. & Schlösser, M. 2013: Zwei datierte mesolithische Knochenartefakte aus Greven. – Archäologie in Westfalen-Lippe 5: 46-49.
- Stapel, B., Viola, B. & Talamo, S. 2014: Neue datierte Menschenfunde aus der Ems bei Greven. – Archäologie in Westfalen-Lippe 6: 52-54.
- Szpila, K. 2010. Key for the identification of third instars of European blowflies (Diptera: Calliphoridae) of forensic importance. In: Amendt J., Goff M.L., Campobasso C.P. & Grassberger M., (Hrsg.). Current concepts in forensic entomology, 43-56. Dordrecht: Springer.
- Townsend, C.H.T. 1908: The taxonomy of the Muscoidean flies, including descriptions of New Genera and Species. – Smithsonian Miscellaneous Collections 51: 1-138.
- Warren, J.-A. & Anderson, G.S. 2013. The development of *Protophormia terraenovae* (Robinaeu-Desvoidy) at constant temperatures and its minimum temperature threshold. – Forensic Science International 233: 374-379.
- Wells, J.D. & LaMotte, L.R. 1995. Estimating maggot age from weight using inverse prediction. – Journal of Forensic Science 40: 585-590.
- Zajac, B.K. & Amendt, J. 2012. Bestimmung des Alters forensisch relevanter Fliegenpuppen: Morphologische und histologische Methoden. – Rechtsmedizin 22: 456-465.

Sammlung Habbe jetzt im LWL-Museum für Naturkunde

Eine der Aufgaben des LWL-Museums für Naturkunde, Münster, ist der Schutz des natürlichen, kulturellen und wissenschaftlichen Erbes Westfalen-Lippes, wofür es Sammlungen wie die Fossiliensammlung ‚Heinrich Habbe‘ erwirbt, bewahrt und weiterentwickelt.

Bei dieser Fossiliensammlung handelt es sich um mehr als 2000 Fossilien (vor allem Ammoniten, Belemniten, Muscheln, Seeigel, Korallen, Schwämme, bedecktsamige Pflanzen sowie ein gut erhaltenes Fischskelett), die Herr Heinrich Habbe im Laufe von etwa 40 Jahren in einem scharf begrenzten Areal am Südhang des Steweder Berges zwischen Westrup und Haldem, Ortsteile der Gemeinde Stewede, zusammengetragen hat. Alle Fossilien stammen aus der Stewede Formation, die vor etwa 73 Millionen Jahren während des Campaniums abgelagert wurde. Mit etwa 190 Arten (Arnold 1968) ist die Fossilvergesellschaftung hoch divers und kann ökologisch dem mittleren marinen Schelfbereich zugeordnet werden.

Zu den herausragenden Fossilgruppen innerhalb der Sammlung gehören die sogenannten ‚Kreide-Heteromorphen‘ und Inoceramen. Kreide-Heteromorphe waren ökologisch sehr erfolgreiche Ammoniten mit einer meeresbodenbezogenen Lebensweise. Erwähnenswert ist die Art *Bostrychoceras polyplacum*, welche die Ablagerungen der Stewede Formation auf das obere Obercampanium datiert. Zudem ist die Sammlung reich an inoceramen Bivalven, dominiert von *Inoceramus balticus*. Im Vergleich zu Schichten aus dem Campanium des Münsterlandes sind die Bivalven der Stewede Formation deutlich größer (Arnold 1968). Weiterhin enthält die Sammlung einige

fossile Pflanzen (Sumpfpfropfen, zahlreiche Blätter von Blütenpflanzen wie etwa Eichen); aus dieser Zeit sind Pflanzenfossilien in Westfalen-Lippe nur selten erhalten.

Herr Habbe wurde 1884 geboren und arbeitete ab 1905 bis zu seiner Pensionierung als Volksschullehrer in der Volksschule Westrup. In den 1910er Jahren begann er mit der Sammlung von Fossilien zwischen Westrup und Haldem, wo er innerhalb von etwa 40 Jahren eine beachtliche und repräsentative Fossiliensammlung zusammengetragen hat. Die Sammlung wurde in der Schule in Westrup aufbewahrt, ausgestellt und für Unterrichtszwecke hergenommen. Aus einem umfangreichen Briefwechsel zwischen Herrn Habbe und Wissenschaftlern aus Oldenburg, Bremen, Berlin und Bochum geht hervor, dass er seine Sammlung für die Ausbildung Studierender und der Wissenschaft großzügig zur Verfügung gestellt hat. Viele der Briefwechsel dokumentieren Besichtigungsanfragen der Sammlung für Exkursionen mit recht großen Gruppen von bis zu 120 Personen.

Die Fossiliensammlung ‚Heinrich Habbe‘ wurde 2023 vom LWL-Museum für Naturkunde, Münster, übernommen. Am Museum soll die Sammlung nun der Forschung und Öffentlichkeit zugänglich gemacht werden, indem sie dauerhaft fachgerecht kuratiert und betreut wird, und damit auch beforscht werden kann.

Literaturverzeichnis

Arnold, H. 1968. Das Obercampan des Steweder Berges und seine Fauna. – Veröffentlichungen aus dem Überseemuseum Bremen, Reihe A 3: 273-342.

Manja Hethke, LWL-Museum für Naturkunde

Neues über alte Funde – Fossile Wale bei Bocholt

Der Kreis Borken liegt im Westmünsterland. Westlich der Kreishauptstadt geht die Münsterländer Bucht hier in die Niederrheinische Bucht über. Dies drückt sich geologisch dadurch aus, dass hier postkretazische Sedimente anzutreffen sind. Aus der Niederrheinischen Bucht sind eine Reihe von Fundorten bekannt, die Fossilien von Cetaceen geliefert haben. Der wohl prominenteste Vertreter ist sicherlich der Wal aus dem Miozän von Kavelaer-Kervenheim, der 1987 geborgen wurde und heute im Gebäude des Geologischen Dienstes in Krefeld ausgestellt wird (Klostermann 1990, Hampe 1996, 2012). Auch aus dem Oligozän sind Fossilien aus der Gruppe der Wale bekannt, beispielsweise sei der Schädel eines Zahnwals

genannt, der in den 1930er Jahren in Krefeld entdeckt wurde (Scheer 2013). Durch den Sandabbau am Niederrhein tauchen heutzutage noch Fossilien auf, die von den Meeressäugern berichten. Wie wichtig jedoch auch historische Sammlungen sind, zeigte jüngst eine Veröffentlichung von Ritsche & Hampe (2023). Sie behandelt Fossilmaterial, was ab 1924 an Professor Josef Felix Pompeckj in Berlin übergeben wurde. Heute befinden sich die Fossilien in der Sammlung des Museums für Naturkunde in Berlin. Gesammelt wurden sie bis 1942 von Paul Mauersberger in der Nähe von Bocholt, in der oligozänen Biemenhorst Subformation. Er schickte nach der ersten Sendung noch weitere Funde an Professor Pompeckj. Nach nun fast 100 Jahren fanden die Felsenbeine (*Perioticum*) der Walfossilien besonderes Interesse. Sie machen

eine systematische Ansprache der Funde möglich. Diese zeigt, dass sich unter dem Fundmaterial zwei bislang unbekannte Bartenwal taxa befinden, die zu den basalen Balaenomorpha gestellt werden. Desweiteren gaben die Felsenbeine aus Bocholt Anlass für eine kritische Analyse und Diskussion der Anatomie dieser speziellen und aufschlussreichen Skeletteile.

Literaturverzeichnis

- Hampe, O. 1996: Ein artikuliertes Bartenwalskelett aus dem Neogen (?Uedem-Schichten, Obermiozän) der Niederrheinischen Bucht (NW-Deutschland) und seine systematische Stellung innerhalb der Mysticeti (Mammalia: Cetaceae). – Decheniana-Beihefte 33: 1-75.
- Hampe, O. 2012: Der Bartenwal aus Kavelaer-Kervenheim. In: Martin, T., Koenigswald, W.v., Radtke, G.

- & Rust, J. (Hrsg.). Paläontologie – 100 Jahre Paläontologische Gesellschaft, 154-155.
- Klostermann, J. 1990: Ein zehn Millionen Jahre alter Wal am Niederrhein. In: Hellenkemper, H., Horn, H.G., Koschik, H. & Trier, B. (Hrsg.). Archäologie in Nordrhein-Westfalen – Geschichte im Herzen Europas, 113-119.
- Ritsche, I.S. & Hampe, O. 2023: Two exceptional Balaenomorpha (Cetacea: Mysticeti) from the Biemenhorst Subformation (middle/late Mioocene) of Bocholt (W Münsterland, Germany) with a critical appraisal on the anatomy of the periotic bone. *Palaeontologia Electronica*, 26(3):a37. doi.org/10.26879/1268.
- Scheer, U. 2013: Wale am Niederrhein. In: LVR Amt für Bodendenkmalpflege im Rheinland/Römisch-Germanisches Museum der Stadt Köln (Hrsg.) Archäologie im Rheinland 2012, 65-66.

Achim H. Schwermann, LWL-Museum für Naturkunde

Nannofossilien als Botschafter historischer Bautechniken

Nachdem kalkige Nannofossilien bereits als wichtiges Werkzeug bei der Untersuchung mittelalterlicher Bauwerke erkannt wurden (Falkenberg et al. 2020), haben die Autoren diese Untersuchungsmethode nun von Paderborn auf das ganze Münsterland ausgeweitet (Falkenberg et al. 2023). Es wurden 26 historische Bauwerke und 17 Steinbrüche beprobt. Aus den Proben wurden Dünnschliffe hergestellt, die eine Untersuchung der enthaltenen Nannofossilien möglich machten. Aus den Bauwerken konnten Bindemittel, Kalksteinstücke und Zuschlagstoffe getrennt analysiert werden. Aus der parallelen Untersuchung

von Kalksteinbrüchen konnte auf die Herkunft der verwendeten Kalksteine geschlossen werden. Und auch Rückschlüsse auf die Ausführung der Branntkalkherstellung wurden so möglich.

Literaturverzeichnis

- Falkenberg, J., Mutterlose, J. & Kaplan, U. 2020: Calcareous nannofossils in medieval mortar and mortar-based materials: a powerful tool for provenance analysis. – *Archaeometry* 63(1): 19–39.
- Falkenberg, J., Kaplan, U. & Mutterlose, J. 2023: Understanding the provenance and production process of historic mortars—a novel approach employing calcareous nannofossils. – *Archaeological and Anthropological Sciences* 15: 138.

Achim H. Schwermann, LWL-Museum für Naturkunde

Unterkreide von Balve

In diesem Heft wird über die ersten Nachweise von Sauropoden aus der Fossilfundstelle Balve-Beckum berichtet (Hornung et al. 2023). Darüber hinaus wurde eine Arbeit über die Schildkröte *Helochelydra nopcsai* veröffentlicht (Joyce et al. 2023). Diese Tierart wurde bei den Grabungen der vergangenen 20 Jahre regelmäßig in Balve-Beckum angetroffen, meist in Form von Panzerplattenfragmenten. Eine anatomische Besonderheit dieser Schildkröte ist die Ausbildung sogenannter *granicones*. Dabei handelt es sich um Verknöcherungen, die sich in der Haut der Extremitäten gebildet haben und eine zusätzliche Panzerung für das Individuum darstellten. Diese *granicones*

werden selten bereits im Zuge der Grabung entdeckt, regelmäßig vertreten sind sie dagegen in den Schlämmskonzentraten, die dort für die Mikrovertebratenanalyse produziert werden. Es konnten so mehr als 130 Exemplare dieser speziellen Osteoderme untersucht werden. Dabei konnten statistisch keine Morphotypen in den sehr unterschiedlich geformten Objekten differenziert werden.

Nachdem bereits fünf verschiedene Arten von Säugetieren aus der Unterkreide von Balve festge-





Grabung des LWL-Museums für Naturkunde in Sedimenten der Unterkreide in einer Karstschlotte bei Balve im Sauerland im Jahr 2023. Foto: LWL/C. Steinweg.



Es wurden gleichzeitig an zwei Positionen in dem Höhlensystem Ausgrabungen durchgeführt. Foto: LWL/C. Steinweg.



Ungefähr 20 t Sediment wurden mit einem Schlammverfahren aufbereitet. Dabei wird der relative Anteil der Fossil dadurch erhöht, dass das feinkörnige Sedimente mit Wasser ausgewaschen wird. Foto: LWL/C. Steinweg.

stellt worden sind (Martin et al. 2021, 2022), wurde nun ein weiteres Taxon wissenschaftlich beschrieben und veröffentlicht (Martin et al. 2023). Es handelt sich dabei um einen basalen Vertreter der Tribosphenida. Aus der Unterkreide von Europa waren bislang lediglich sechs Zähne dieser Tiergruppe bekannt, alle stammten aus England. Das nun neu beschriebene Taxon beruht auf nur einem Zahn. Dies ist bislang der einzige Nachweis für basale Tribosphenida aus der Zeit der Unterkreide für Zentraleuropa. Der untere Backenzahn ist somit Holotyp für die neu geschaffene Gattung und Art *Spelaeomolitor speratus* – den „erhofften Höhlenmüller“. Der Name verweist damit auf eine anatomische Besonderheit der Tribosphenida, nämlich die mahlende Funktion der Backenzähne, auf den Fundort, das Höhlensystem in dem das Fossil überliefert wurde, und zuletzt darauf, dass man zuvor auf einen Fund dieser extrem selten überlieferten Säugetiergruppe gehofft hat.

Im Sommer 2023 wurde eine weitere Ausgrabung in Balve-Beckum durchgeführt. Dabei wurde an die Grabung des Vorjahres angeschlossen, so dass an zwei Stellen in dem Höhlensystem gleichzeitig gegraben wurde. Die Ausgrabung wurde von mehr als 40 Praktikanten und ehrenamtlichen Helfer unterstützt. In wechselnder Besetzung konnte das Grabungsteam im Verlauf von drei Monaten eine beachtliche Anzahl von makroskopischen Fossilien ausgraben, die zum Teil direkt in laufende Forschungsprojekte eingeflossen sind. Auch in diesem Jahr wurde wieder viel Arbeit in die Schlämmanalyse investiert. Dabei werden die ausgegrabenen Sedimentproben mit Wasser über Siebe gewaschen, so dass ein Konzentrat mit einer Korngröße von mehr als 0,5 mm entsteht. Dieses wird im Nachgang unter dem Binokular ausgelesen, wobei dann wichtige Funde aus

dem Bereich der Amphibien, kleinen Reptilien und Säugetiere entdeckt werden. Ungefähr 20 t Sediment wurden mit dieser Methode aufbereitet. Die Grabungssaison ging mit einem vielversprechenden Fund zu Ende: schon während der Schlämmarbeiten wurde der Unterkiefer eines bislang unbekannten Säugetieres entdeckt. Dass dieser schon im Gelände und nicht erst bei der Auslese der Schlämmkonzentrate gefunden wurde, hat seinen Grund in der Größe des Objektes. Obwohl nur unvollständig erhalten, ist das Fossil etwa 3 cm lang. Für die bekannte Unterkreide von Europa stellt das eine ungewöhnlich große Säugetierform dar.

Literaturverzeichnis

- Hornung, J.J., Sachs, S. & Schwermann, A.H. 2023: The first record of sauropod dinosaurs from a palaeotopographical upland environment and its implications for megaherbivorous dinosaur faunal turnover in the Early Cretaceous of northwestern Europe. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 97: 3-36.
- Joyce, W.G., Evers, Ren, S.W.S., Rollot, Y. & Schwermann, A.H. 2023: The helochelydrid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous (late Barremian – early Aptian) fissure fills of Balve, North Rhine-Westphalia, Germany, including a large sample of granicoles. – *Fossil Record* 26(1): 117-133.
- Martin, T., Averianov, A.O., Schultz, J.A. & Schwermann, A.H., 2021: First multituberculate mammals from the Lower Cretaceous of Germany. – *Cretaceous Research* 119: 104699.
- Martin, T., Averianov, A.O., Schultz, J.A., Schellhorn, R. & Schwermann, A.H., 2022: First spalacotheriid and dryolestid mammals from the Cretaceous of Germany. – *Acta Palaeontologica Polonica* 67 (1): 155-175.
- Martin, T., Averianov, A.O., Schultz, J.A. & Schwermann, A.H. 2023: A stem therian mammal from the Lower Cretaceous of Germany. – *Journal of Vertebrate Paleontology*: e2224848.

Achim H. Schwermann, LWL-Museum für Naturkunde

Please follow these instructions during the preparation of a manuscript for submitting to *Geologie und Paläontologie in Westfalen*.

Geologie und Paläontologie in Westfalen considers all manuscripts on the strict condition that

- the manuscript is your own original work, and does not duplicate any other previously published work, including your own previously published work;
- the manuscript has been submitted only to *Geologie und Paläontologie in Westfalen*; it is not under consideration, peer review, accepted for publication, in press, or published elsewhere;
- the manuscript contains nothing that is abusive, defamatory, libellous, obscene, fraudulent, or illegal.

Manuscript preparation

1. General guidelines

Geologie und Paläontologie in Westfalen publishes only research papers as 'Original Articles'. Articles should preferably be related to topics and/or material from Westphalia-Lippe or adjacent areas.

Primary language for manuscripts is German; manuscripts are also accepted in English. British English spelling and punctuation are preferred.

Manuscripts should be compiled in the following order: title page; abstract; keywords; main text; acknowledgements; references; appendices (as appropriate); table(s) with caption(s) (on individual pages); figure caption(s) (as a list).

Abstracts are required for all manuscripts; manuscripts in German require an additional English abstract; for English manuscripts, an additional German abstract is obligatory. If preferred by the author, the editorial office provides translation of abstracts into either language.

All authors of a manuscript should include their full names, affiliations, postal addresses and email addresses on the cover page of the manuscript. One author should be identified as the corresponding author. Please give the affiliation where the research was conducted. Please note that the email address of the corresponding author will normally be displayed in the article PDF and the online article.

The corresponding author must be authorized by all co-authors to act as an agent on their behalf in all matters pertaining to publication of the manuscript. Please supply all details required by any funding and grant-awarding bodies in the acknowledgement as follows: "This work was supported by the [Funding Agency1] under Grant [number] and [Funding Agency2] under Grant [number]."

Authors must adhere to SI units.

When using a word which is or is asserted to be a proprietary term or trade mark, authors must use the symbol ® or TM.

2. Style guidelines

Main text

Organise the paper: Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusions, Acknowledgements, References.

Section headings should be concise.

All text should be formatted as it is to appear in the journal (i.e., italicised text to be *italicised* and bold to be **bold**).

Spell out: all numbers from one to twelve inclusively, any number that begins a sentence, generic names that begin sentences, generic names when mentioned the first time in a paragraph, and compass points (i.e., north-east, not NE).

Use a hyphen (-) when giving ranges of, e.g., size, measurements, pages, geological stages, years, figure references, etc. (i.e., 4–7 µm, p. 56–59, Triassic-Jurassic, 1959–1963, Figure 3A–B etc.) and in compound words (e.g., north-east, well-preserved, self-pollination, S-haplotype).

Abbreviations and symbols should conform to those in *Biological Abstracts*. SI units (Système International d'Unités) should be used throughout (see <http://physics.nist.gov/cuu/Units/index.html>).

Note the difference between **contractions** and **abbreviations**! Abbreviations are words that are shortened by deletion of letters including the last letter and should end in a full stop. Contractions are words

shortened by the deletion of letters excluding the last letter of the word and should not terminate in a full stop. For example, 'figures' is contracted to 'figs' but 'figure' is abbreviated to 'fig'. This also should be observed in reference lists: please note the difference between one editor (ed.) and two or more (eds).

Authorities for species should be given the first time the name is mentioned in the text; authorities for taxa above species rank may be given in the systematic section.

Scientific names of genera and taxa of lower rank must be in *italics*. Scientific names of genera and species should follow the AnimalBase Index (see <http://www.animalbase.org/>) for animals, the International Plant Names Index (see <http://ipni.org/>) and the International Fossil Plant Names Index (see <http://fossilplants.info/>) for plants.

Headings

Three orders of heading are available. Pay particular attention to the formatting:

1. **Results**
2. *Description of the skull*
3. Dental formula: This heading is followed by a colon and text on the same line (as shown here).

Title

The title should be concise and informative. It should not be longer than 150 characters, including space.

Author names and affiliations

Complete author names and affiliations should be given here. An email address is required only for the corresponding author.

Abstract and keywords

Abstract: A short abstract not exceeding 250 words should appear directly below the affiliations. The abstract must be clear and concise and should distil in brief the important findings of the study. It should not be a summary of the paper. Where the paper describes new taxa these should also be included.

Keywords: 3 to 6 keywords are required for each submission.

Introduction

This section should be concise but provide the reader with enough up to date background information to understand the problems raised and discussed in the paper. Do not include any results in this section.

Materials and methods

This section should outline in enough detail the nature of the material and the methods used so another researcher could repeat them. Describe also the **Geological setting** here. Do not include any results in this section.

Results

Primary data and observations that form the basis for the Discussion that follows should be included in this section. Avoid the use of statements such as "Table 1 shows ..." or "... as shown in Figure 1". Acceptable usage is a statement or sentence followed by the relevant reference in parentheses. Note that figure, table and appendix are abbreviated (i.e., Fig. 1a, Pl. IA, Tab. I, App.) or contracted (i.e., Figs, Pls, Tabs, Apps).

Discussion

This section should provide an interpretation of the results and should not contain any additional primary results or data.

Conclusions

Please include a separate Conclusion outlining the importance of the work and the main findings.

Acknowledgements

When acknowledging individual persons, always give affiliation, city, country; avoid academic titles.

References in the text

The references should be cited in the text as Müller (2008) or (Müller 2008) or where referring to particular text or figures (quotation) as "Direction of movement of the lower jaw (Crompton 1971, fig. 1E)" or "... no valid published reason to exclude the humeri and jaw fragments (Hutchison 1974, p. 223)". In references with two authors, connect the names with '&'; refer-

ences with three or more authors should be abbreviated to First author et al. in the text.

Note that the authors are **not** separated from the year by a comma, and that references should appear in chronological order. Where multiple papers are cited, the papers should be separated by semicolons (e.g., Cantrill 1995, 1996; Schulte et al. 2002a; Meyer and Bertrand 2004; Poole et al. 2005).

Authority of taxa: Authority names of animal taxa (species and lower-rank taxa) should follow the style recommended by the International Code of Zoological Nomenclature, ICZN, Art. 51 (i.e. *Loxodonta africana* Blumenbach, 1797); authority names of plant taxa (species and lower-rank taxa) should follow the standard abbreviations provided by The International Plant Names Index, IPNI (<http://www.ipni.org/>); in case of two or more authors, use the Latin 'et'. Always format author names in regular text, do not use CAPS or LOWER CAPS or *italicised* lettering.

Reference list

All publications cited in the text, tables and figures should appear in the Reference list. Pay particular attention to ensure all cited references appear in the list and that all references in the list are cited. Please cross-check these before submitting your manuscript. List references alphabetically under the author or editor name regardless of the number of authors. Where more than one publication by the same set of authors is listed, these should be listed chronologically. Use **Arabic numerals for volume numbers, do not include part numbers** except where the journal paginates each part individually from page one. **Provide journal titles in full.**

Pay particular attention to the format of the references; please consult the latest issue of the journal for style. Where a title has been transliterated or translated, the original language should be stated in parentheses at the end of the reference. Please check for **correct spelling** in all titles, especially in non-English titles (i.e., in German titles initial capital letters should be used for proper nouns)!

Examples

Research papers:

Müller, A. 2008: Ein artikulierter Fund von *Ptychodus* aus dem Obercenoman von Westfalen. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 70: 55–63.

Papers published online ahead of print:

Almaguer M., Aira M.-J., Rodríguez-Rajo F.-J. & Rojas T.-I. 2013: Study of airborne fungus spores by viable and non-viable methods in Havana, Cuba. – Grana, in press. doi:10.1080/00173134.2013.829869.

Please note: Include the doi number: A search for the doi will always be directed to the most recent version, so the reader will be able to find the final published paper as soon as it appears.

Online-only journals:

Bates, K.T., Manning, P.L., Hodgetts, D. & Sellers, W.I. 2009: Estimating mass properties of dinosaurs using laser imaging and 3D computer modelling. – *PLoS ONE* 4: e4532. doi: 10.1371/journal.pone.0004532

Please note: Include the doi number after the volume and article number.

Books:

Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R.L. & Luo, Z.-X. 2004: *Mammals from the age of dinosaurs*. New York: Columbia University Press.

Book chapters:

Blackmore S. 1992. Scanning electron microscopy. In: Nilsson S. & Pragłowski J., (eds) *Erdtman's handbook of palynology*, 403–431. Copenhagen: Munksgaard.

Conference proceedings/abstracts:

Loch, C. 2014: The enamel ultrastructure of fossil cetaceans (Cetacea, Archaeoceti and Odontoceti). – Meeting and abstracts of the 74th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Berlin, Germany, 5–8 November 2014, 170.

Please note: Include title, locality and dates of the conference.

Theses:

Ifrim, C. 2006: The fossil fagerstätte at Vallecillo, north-eastern Mexico: pelagic plattenkalks related to Cenomanian-Turonian boundary anoxia. – PhD Thesis, Universität Friderician, Karlsruhe, Germany.

Databases:

Astúa de Moraes, D., La Sancha, N. de & Costa, L. 2011: *Didelphis aurita*. – IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>; accessed 3 April 2013.

Please note: Include date of last accession of the database.

Tables

Each table has to be uploaded as a separate file (.xlsx or .xls). They should be numbered with **Latin numerals** (e.g., Tab. I, Tab. II, Tab. III, ...) according to their sequence in the text, and have a short self-explanatory heading. Use SI units. Authors should keep in mind **the page layout of the journal when designing tables**. Tables that fit onto one printed page are preferred. Detailed explanations of symbols, units, abbreviations should follow below the table.

Illustrations

Please pay particular attention to the guidelines below. The editorial office cannot undertake preparation of manuscripts and illustrations not conforming to journal style. A high standard of illustration (both line and photo) is an editorial priority.

All figures must be sent electronically and at adequate resolution; care and attention to these guidelines are essential as importing graphics packages can often be problematic.

- Figures must be saved **individually and separately to text**. Please do not embed figures in the manuscript file.
- Coloured figures are at no charge.
- All illustrations should be prepared for printing to fit 80 mm (column width), 113 mm (2/3 page width), or 169 mm (full page width), by up to 254 mm in length. **It is preferred that the full-page length is not used and that authors keep in mind that the caption will be placed underneath the figure.** In the event that full-page length is necessary for plates, captions will have to appear on adjacent (facing) pages.
- Computer prepared photographic images must have a minimum resolution of **300 dpi** at the final publication size, colour figures a minimum of **600 dpi**.
- Figures should be numbered with **Arabic numerals** (e.g., Fig. 1, Fig. 2, Fig. 3,...) according to their sequence in the text.
- All figures must be numbered in the order in which they appear in the paper. In multi-part figures (plates), each part should be labelled with capital letters in lower left corner.
- Avoid **SEM and light microscopy images** on the same multi-part figure.
- Figure captions must be saved **separately as part of the file containing the complete text of the paper**, and numbered correspondingly.
- Files should be saved and submitted as one of the following file formats: TIFF (Tagged Image

File Format; **preferred!**), PostScript or EPS (Encapsulated PostScript), and should contain all the necessary font information and the source file of the application. For reducing file sizes, LZW compression while saving the file may be used.

- Please submit line art as Adobe Illustrator or EPS files. These must be at a minimum resolution of **600 dpi** at publication size. High resolution may be necessary where fine line detail is present.
- Graphical results (graphs, diagrams, etc.) from statistical software packages might be **printed from the original software directly into PDF files**, which then can be submitted.
- Microsoft Excel graphs are acceptable. Note that vertical axes must all be at the same scale especially where the paper compares between them. Otherwise they should be produced as separate figures. Avoid 3d plots when presenting 2d data.

Please note: It is in the author's interest to provide the highest quality figure format possible. Please do not hesitate to contact the editorial office if you have any queries.

Please note: Lettering of figures and plates should be of a **sans-serif type** (i.e., Segoe UI or Arial) with a minimum size of 12 pt and maximum size of 20 pt. Lettering should run from left to right and illustrations should be separated from each other by a **uniform gutter of 2 mm**. Descriptive labelling in the figures should be clearly readable; for all lettering, a minimum size of 6 pt for labelling items on photographs or in line art is recommended and a maximum size of 10 pt is suggested.

Use a **scale bar** to indicate magnifications and place it in the lower right corner if possible; do not label scale bars in the **micrographs**; include this information in the figure caption.

Please note: Electronic scale bars and lettering produced by SEM graphics packages are inadequate and must be **removed**.

Table and figure captions

Figure captions should include a statement at the end of each caption about reproduction size (e.g., at full page width, at column width). They should be typed in the journal format. Explanations should be brief and authors should keep in mind that captions will be placed below figures.

Example:

Fig. 5: *Parapuzosia* (*Parapuzosia*) *seppenradensis*. Dimorphism, red arrow points to the living chamber. **a** Microconch, restored. **b** Lectotypus, largest specimen, LWL-Museum für Naturkunde, Münster, macroconch. Scale bars 10 cm (A), 30 cm (B). [full page width]

Pl. V: *Alphadon marshi*, left upper tooth row in **A** labial, **B** lingual and **C** occlusal view.

3. Miscellaneous

Review process

The author is asked to name two potential reviewers, including contact details. Additional suggestions are appreciated.

Publication charges

There are no publication charges for *Geologie und Paläontologie in Westfalen*.

Reproduction of copyright material

If you wish to include any material in your manuscript in which you do not hold copyright, you must obtain written permission from the copyright owner, prior to submission. Such material may be in the form of text, data, tables, illustrations, photographs, line drawings, **maps** and screenshots, and any supplemental material you propose to include. This applies to direct (verbatim or facsimile) reproduction as well as "derivative reproduction" (where you have created a new figure or table which derives substantially from a copyrighted source).

You must ensure appropriate acknowledgement is given to the permission granted to you for reuse by the copyright holder in each figure or table caption. You are solely responsible for any fees, which the copyright holder may charge for reuse.

The reproduction of short extracts of text, excluding poetry and song lyrics, for the purposes of criticism may be possible without formal permission on the basis that the quotation is reproduced accurately and full attribution is given.

Manuscript submission

All submissions should be sent as email-attachments to the editor-in-chief. Manuscripts may be submitted in any standard editable format, preferably in Microsoft Word. The files will be converted into a PDF file for the review process.

Copyright and authors' rights

To assure the integrity, dissemination and protection against copyright infringement of published articles, you will be asked to assign to LWL-Museum of Naturkunde Münster, via a Publishing Agreement, the copyright in your article. Your article is defined as the final, definitive and citable Version of Record, and includes the accepted manuscript in its final form, including the abstract, text, bibliography and all accompanying tables, illustrations, data. Our Publishing Agreement with you will constitute the entire agreement and the sole understanding between LWL-Museum für Naturkunde and you; no amendment, addendum or other communication will be taken into account when interpreting your and LWL-Museum of Naturkunde's rights and obligations under this Agreement.

Free article access / Open access / Reprints

All articles and volumes of *Geologie und Paläontologie in Westfalen* are freely available (Open Access) through the website of the LWL-Museum für Naturkunde, Münster (<https://www.lwl-naturkundemuseum-muenster.de/de/naturkundemuseum/literatur/schriftenreihen/download-geologie-u-palaeontologie>). The corresponding author is provided with a free article PDF and five reprints of the article; additional authors get one free reprint each.

Last updated 30 June 2022

Inhalt

Jahn J. Hornung, Sven Sachs & Achim H. Schwermann 3

The first record of sauropod dinosaurs from a palaeotopographical upland environment and its implications for megaherbivorous dinosaur faunal turnover in the Early Cretaceous of northwestern Europe

Bastian Mähler, Rico Schellhorn, Manfred Schlösser & Achim H. Schwermann 37

Eiszeitfliegen in Westfalen

Mitteilungen 50



GEOLOGIE UND PALÄONTOLOGIE IN WESTFALEN Heft 97

ISBN 978-3-940726-89-6



9 783940 726896