Sven Sachs

Diplodocus – Ein Sauropode aus dem Oberen Jura (Morrison-Formation) Nordamerikas

Einleitung

Der Blickfang im großen Lichthof des Senckenberg-Museums ist ohne Zweifel die 18 m lange Skelettmontage des *Diplodocus* (Abb. 1). Bereits 1907 gelangten die Knochen nach Frankfurt. Sie waren ein Geschenk des New Yorker American Museum of Natural History an die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft zur Eröffnung ihres neuen Museums im jetzigen Gebäude (die Schausammlungen waren zuvor im Eschenheimer Turm untergebracht). Am 13. Oktober 1907 übergab der Präsident des New Yorker Museums in einem feierlichen Festakt den Frankfurtern das Skelett. Damit war Frankfurt die erste Stadt Europas, die das Skelett eines amerikanischen Dinosauriers zeigen konnte. Zugleich war der *Diplodocus* das einzige montierte Skelett dieser Art außerhalb der Vereinigten Staaten (DREVERMANN 1907, 1911)

Derzeit gibt es fünf montierte Originalskelette, die gleichzeitig drei der vier bekannten Arten repräsentieren. So steht (neben dem Frankfurter Individuum) je ein Skelett von *Diplodocus longus* im United States National Museum of Natural History in Washington D.C. (USNM 1865; GILMORE 1932) und im Denver Museum of Natural History in Denver/Colorado (DMNH 1494; MCINTOSH & CARPENTER 1998), ein Skelett von *Diplodocus hayi* im Natural Sciences Museum in Houston/Texas und ein Skelett von *Diplodocus carnegii* im Carnegie Museum in Pittsburgh/ Pennsylvania (CM 84/94).

Die Morrison Formation

Die Morrison Formation ist eine zeitlich dem Kimmeridgium-Tithonium (vor 155–136 Millionen Jahren) zugeordnete Gruppe, die in weiten Teilen der westlichen USA aufgeschlossen ist; von Arizona und New Mexiko im Süden, Oklahoma im Westen, Montana im Norden und South Dakota im Osten, also insgesamt auf einem Areal von etwa 1,2 Millionen Quadratkilometern (DODSON et al. 1980 a, b; cf. MOOK 1916).

Sie besteht im wesentlichen aus Sandstein, Schlammsedimenten und Süßwasserkalken.

Im westlichen Nordamerika erfolgten im Jura vier Transgressionsphasen (d. h. Überschwemmungsphasen durch das vorrückende Meer), wobei die letzte Phase im Oxfordium (vor 154–145 Millionen Jahren) stattfand. Die Morrison Formation folgte dieser vierten Phase. Die unterliegenden Formationen sind daher marinen Ursprungs, wie etwa die Sundance Formation in Wyoming, die u. a. Reste riesiger Plesiosaurier enthält. Die darüberliegenden Folgen sind hingegen terrestrischen Ursprungs und stellen bereits Unterkreideablagerungen dar, so die Cloverly Formation in Wyoming oder die Lakota Formation in South Dakota. Die Dicke der Schichtfolgen variiert zwischen 300 m und 40 m. In allen Regionen wurden aus der Morrison Formation reiche Fossilfunde geborgen (DODSON et al. 1980 a, b). Neuere paläoklimatologische Untersuchungen (DEMKO & PARRISH 1998) konnten zeigen, daß im oberen Jura ein relativ trockenes Klima herrschte, ein tropischer Wind wehte und der jährliche Niederschlag gering und von der Jahreszeit abhängig war.

Neben einer großen Zahl von Dinosaurier-Resten konnten in der Morrison Formation auch etliche Invertebraten, Fische, Frösche, Schildkröten, Echsen und Krokodile, Flugsaurier, Säugetiere und Pflanzenfossilien gefunden werden (Überblick siehe CHURE et al. 1998). Im Anschluß wird über vier berühmte Sauropoden-Fundstätten in der Morrison Formation berichtet:

Bone Cabin Quarry/Como Bluff (Wyoming)

Die Region um Medicine Bow ist seit den 70er Jahren des 19. Jahrhunderts für ihren Reichtum an Dinosaurier-Knochen bekannt, denn schon damals konnten Arbeiter während des Baues der transkontinentalen Eisenbahnstrecke entsprechende Stücke finden. Später schickten MARSH und COPE Grabungsteams in die Region, die mit reicher Ausbeute zurückkehrten.

Im Jahre 1897 entsandte das American Museum of Natural History ein Grabungsteam nach Como Bluff, welches nach Resten jurassischer Säugetiere suchen sollte. Dieses Vorhaben war wenig ergiebig. Also wurde an drei Stellen in der Nähe gegraben, wobei Dinosaurier-Reste zutage kamen. Eine dieser Grabungsstellen enthielt den hinteren Skeletteil eines *Diplodocus* (AMNH 223; OSBORN 1899 a, b). Nach 1897 gingen Expeditionen von dem Hauptfundgebiet in eine abgelegenere Gegend, die Little Medicine Bow Anticline. Während die Grabungen zuvor von BARNUM BROWN geleitet wurden, war es nun WALTER GRANGER, dem diese Aufgabe zufiel. Mit Beginn des Jahres 1898 konzentrierten sich die Grabungsarbeiten auf eine Stelle, die als Bone Cabin Quarry bekannt wurde, da ein Schäfer hier eine Hütte aus den großen versteinerten Knochen errichtet hatte. Zwischen 1898 und 1903 gelang es, mehr als 70 Tonnen Knochenmaterial nach New York zu schaffen, darunter auch den Frankfurter Skelettrest.

Die Knochen wurden verpackt und auf Pferdekarren verladen, die sie an die nahe gelegene Bahnstation Medicine Bow beförderten. Von 1900 an gingen die Arbeiten langsamer voran, und 1904 wurden sie letztlich eingestellt (NORELL et al. 1995).

Dinosaur National Monument/Vernal (Utah)

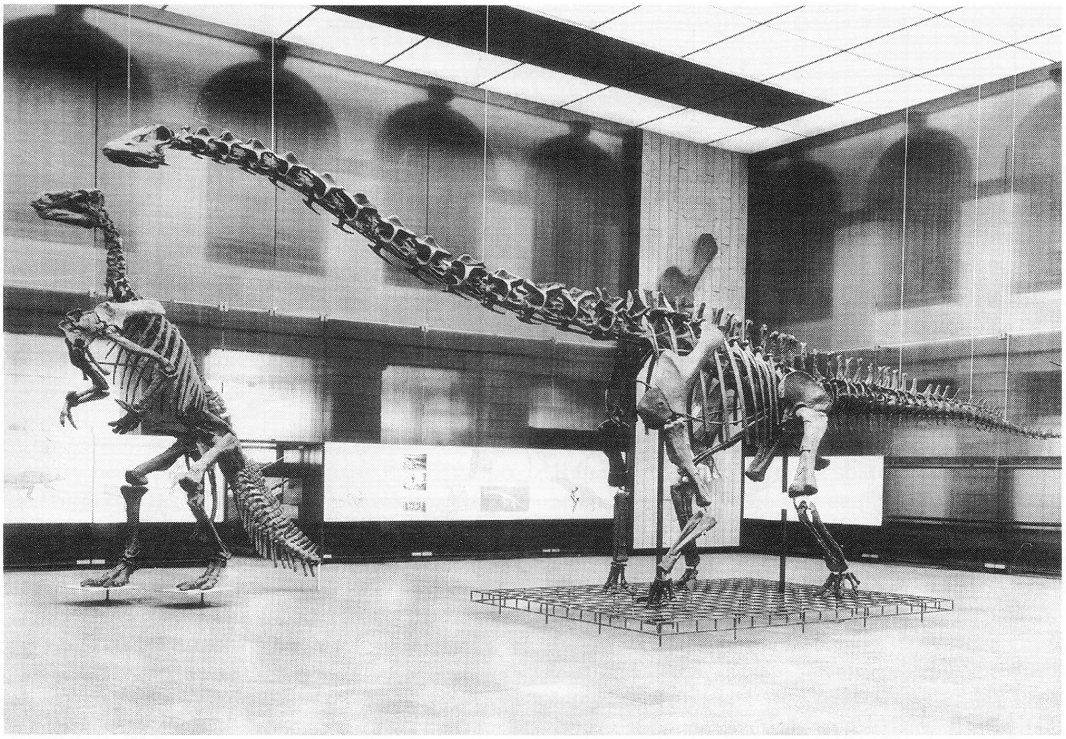
In der Nähe der Uinta-Berge im nordöstlichen Utah befindet sich das Dinosaur National Monument. Seine Hauptattraktion ist der Carnegie Quarry, eine 98 x 15 m lange Steinbruchwand, die mit Dinosaurier-Knochen übersät ist und heute eine Art überdachtes Freilichtmuseum darstellt.

Im Auftrag des Carnegie Museums war Dr. EARL DOUGLASS im Sommer 1908 in den Uinta Bergen tätig, um dort Reste fossiler Säugetiere zu bergen. Im September besuchte ihn der Direktor des Carnegie Museums Dr. WILLIAM HOLLAND (Abb. 5) und äußerte die Bitte, ihn nach Norden zu begleiten, um in den älteren Gesteinsschichten nach Knochenresten von Dinosauriern zu suchen. Beide durchkämmten das Gebiet entlang des Green River (nördlich der Ortschaft Jensen) und fanden eine große Sauropoden-Fibula (Wadenbein). Da der Fund aber zum einen zu schwer und zum anderen zu zerbrechlich war, um ihn sofort zu transportieren, sollte DOUGLASS im kommenden Jahr entsprechend ausgerüstet zurückkehren, das Stück bergen und feststellen, ob noch weitere Funde zu erwarten seien. Im Frühjahr 1909 reiste DOUGLASS daher erneut nach Utah und untersuchte die Umgebung des Knochenfundes. Was er fand, war kläglich. Nur wenige Knochenfragmente kamen zum Vorschein. Im August beschloß er, seine Suche auf der anderen Seite des Green River fortzusetzen. Hier kam er an einen Berg, der Split-Mountain genannt wird, weil der Green River in einer tiefen Schlucht durch ihn hindurchfließt. Am Fuß des Berges waren mehrere Hügel und Täler ausgebildet, die aus Morrison-Gestein bestanden. Am 17. August des Jahres 1909 untersuchte DOUGLASS diese Region und stieß auf eine Reihe von acht *Apatosaurus*-Schwanzwirbeln, die in Artikulation (in gelenkiger Verbindung) im Gestein lagen (der Typus-Fund von *Apatosaurus louisae*, CM 3018). Beim weiteren Abtragen des Sediments stellte er fest, daß sich das Skelett fortsetzte und letztlich fast vollständig vorlag. Wenig später wurden die Überreste anderer Dinosaurier gefunden, so ein Teil eines *Stegosaurus*-Skelettes (CM 11341). Die meisten Funde gelangten in das Carnegie Museum, das den Steinbruchbetrieb über die nächsten Jahre hinweg fortsetzte. Bereits wenige Jahre nach DOUGLASS Entdeckung kontaktierte HOLLAND über einen Kollegen am Smithsonian-Institut in Washington den Präsidenten WOODROW WILSON wegen der bedeutsamen Fundstelle, mit dem Resultat, daß am 4. Oktober 1915 der Steinbruch und die Umgebung als Dinosaur National Monument unter Schutz gestellt wurden (HAGOOD & WEST 1994; KELLER 1973 b; WEST & CHURE 1984).

Noch immer werden Dinosaurier-Reste im Dinosaur National Monument geborgen. Zu den spektakulären Funden gehört das vollständige Skelett eines jugendlichen *Camarasaurus*, das in Artikulation (im Skelettverband) geborgen werden konnte (CM 11138; GILMORE 1925); außerdem Reste eines *Camptosaurus*-Embryos (DINO 15624, CHURE et al. 1994) eines *Dryosaurus*-Babys (CM 11340; CARPENTER 1994) sowie ein *Stegosaurus*-Jungtier (DINO 2438; GALTON 1982).

Howe Quarry/Shell (Wyoming)

Der Howe Quarry (Abb. 2) ist nach dem Rancher BARKER HOWE benannt, der auf seinem Landbesitz große Dinosaurier-Knochen gefunden hatte. Die erste Grabung fand 1934 unter der Leitung von BARNUM BROWN, dem damaligen Kurator für fossile Reptilien am American Museum of Natural History, statt; sie wurde von der Sinclair Oil Company bezahlt und deshalb auch Sinclair-Dinosaurier-Expedition genannt. Alles

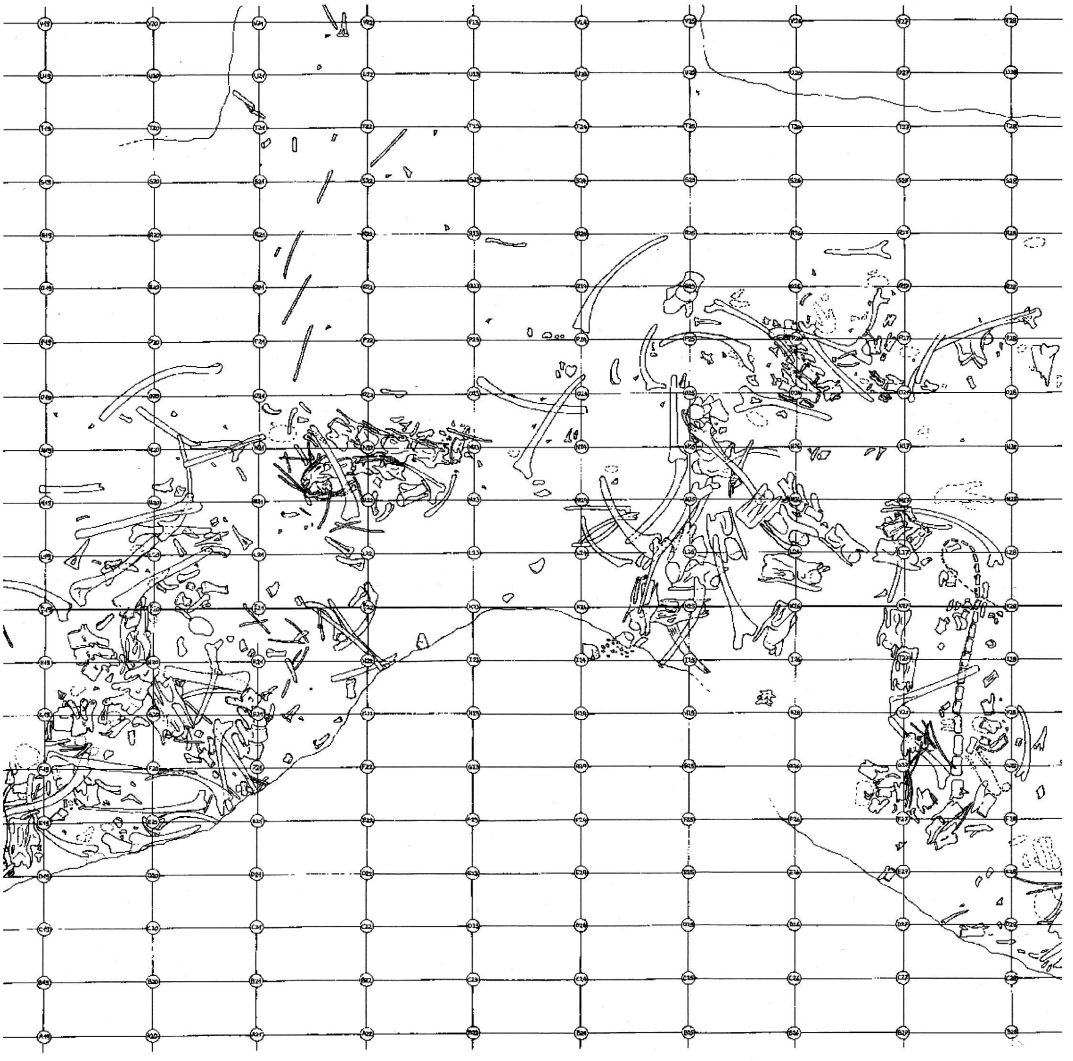


1. Skelett-Montage des Frankfurter *Diplodocus*, wie sie heute im großen Lichthof des Senckenberg-Museums zu sehen ist. Im Hintergrund das *Iguanodon*-Skelett und die Vorderextremität von *Brachiosaurus*. – Aufnahme: Senckenberg-Museum.

in allem erbrachte diese Grabung, über deren Verlauf sowohl BROWN (1935) als auch BIRD (1985) ausführlich berichteten, 32 Tonnen an Material. Hierunter befand sich neben etwa 4000 Knochen, die sich im wesentlichen den Sauropoden *Apatosaurus, Camarasaurus, Diplodocus* und *Barosaurus* zuordnen ließen, auch fossilisierte Sauropodenhaut in Form eines Kohlefilms und der dazugehörigen Abdrücke (CZERKAS 1992, 1994). Das war die letzte große Sauropoden-Grabung des American Museum of Natural History (NORELL et al. 1995).

Initiiert durch den Schweizer HANS-JACOB SIBER, den heutigen Leiter des Sauriermuseums in Aathal bei Zürich, wurde 1990 der Howe Quarry wieder geöffnet und damit das frühere Grabungsgebiet nach Westen erweitert. Durch die regelmäßig durchgeführten Grabungen wurde mittlerweile ein weiteres Areal um den Howe Quarry erschlossen. Bisher konnten mehrere Tonnen an Knochenmaterial in die Schweiz überführt werden; darunter Sauropoden-Reste (von *Diplodocus, Camarasaurus, Apatosaurus, Barosaurus* und ?*Brachiosaurus*), relativ vollständige Skelette von *Stegosaurus* und *Allosaurus* sowie Teilskelette von *Othnelia* und ?*Dryosaurus*. Unter diesem Material befanden sich auch Hautabdrücke sowie vierzehn merkwürdige, stachelartige Strukturen, die entweder kurz und breit oder schmal und lang waren; der größte dieser kammartigen Hautlappen maß etwa 18 cm (BRINKMAN & SIBER 1993; CZERKAS 1992, 1994).

STEPHEN CZERKAS, der die Lokalität besuchte, fand einige dieser Stacheln nahe den Schwanzwirbeln eines Diplodociden liegen und deutete sie als Teile eines Kammes, der entlang der Mittellinie des Körpers verlief. Er veröffentlichte zwei Arbeiten über diese Reste mit einer Rekonstruktionszeichnung (CZERKAS 1992, 1994; Abb. 3).

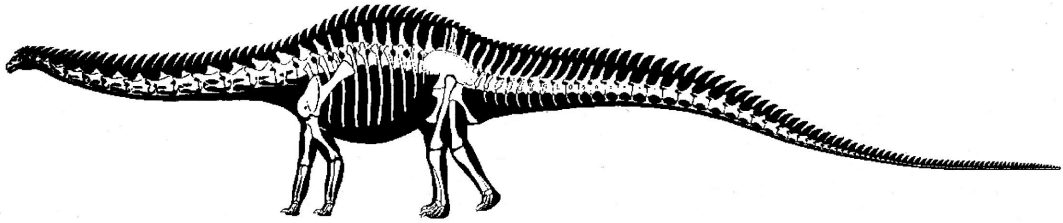


2. Fundplan (von 1934) des Howe Quarry in Shell/Wyoming. – Aus BROWN 1935.

Dry Mesa Quarry/Dry Mesa (Colorado)

Der Dry Mesa Quarry befindet sich 56 km südlich von Grand Junction in Colorado und ist ein Teil des Uncompahgre Plateaus (für weitere Informationen siehe MILLER et al. 1991).

1971 entdeckten hier DANIEL und VIVIAN JONES die Phalangen (Zehenglieder) eines Theropoden, der später als *Torvosaurus tanneri* beschrieben wurde (BYUVP 2002; GALTON & JENSEN 1979). JAMES JENSEN von der Brigham Young University in Provo erfuhr von dem Fund und öffnete 1972 die Lokalität. Bis heute gelang es, etwa 4000 Knochen zu bergen und nach Provo zu bringen, wo sie, größtenteils noch unpräpariert, unter dem Stadion der Universität gelagert werden. Insgesamt konnten 30 Wirbeltier-Gattungen nachgewiesen werden, darunter Fische (und Lungenfische), Flugsaurier, Säugetiere sowie diverse Dinosaurier. Bekanntheit erfuhr der Dry Mesa



3. Diese Rekonstruktion entwarf STEPHEN CZERKAS 1992. Sie zeigt das Skelett und den Körperumriß eines diplodociden Sauropoden. Die stachelartigen Strukturen entlang der Wirbelsäule basieren auf Fossilien, die während einer Grabung des Schweizers HANS-JACOB SIBER im Howe Quarry entdeckt wurden. – Aus CZERKAS 1992.

Quarry besonders durch die Funde der Sauropoden *Supersaurus vivianae* und *Ultrasauros macintoshi* (JENSEN 1985 = *Brachiosaurus* sp., CURTICE et al. 1996), die, zusammen mit *Seismosaurus halli* aus den Morrison-Schichten New Mexikos, die derzeit größten Dinosaurier repräsentieren. Außerdem lieferte der Dry Mesa Quarry Reste eines Nodosauriden (DMNH 27726; KIRKLAND et al. 1998) und eines *Camarasaurus*-Embryos (BYUVP 8967; BRITT & NAYLOR 1994).

Der erste Fund

Die Fundgeschichte des ersten *Diplodocus* (*Diplodocus longus*, YPM 1920), den OTHNIEL CHARLES MARSH 1878 beschrieb, wird anschaulich bei MCINTOSH & CARPENTER (1998) wiedergegeben.

Im Sommer des Jahres 1877 schickte MARSH einen seiner Sammler, BENJAMIN MUDGE, nach Canyon City in Colorado, um zu prüfen, ob sich ein von O. W. LUCAS gemeldeter Skelettfund zum Ankauf lohnen würde. MUDGE trat die Reise an, mußte aber bei seiner Ankunft feststellen, daß der Fund bereits an MARSHs Konkurrenten EDWARD DRINKER COPE verkauft worden war. Um nicht umsonst gekommen zu sein, beschloß MUDGE, die Umgebung des Fundortes zu untersuchen. Dabei stieß er selbst auf Dinosaurierreste.

In den folgenden Monaten konnten mehrere Kisten mit Knochenmaterial nach New Haven geschickt werden, und es gelang MARSH, basierend auf diesen Skelettresten, die Arten *Diplodocus longus, Allosaurus fragilis* und *Nanosaurus* (*Othnelia*) *rex* zu etablieren (OSTROM & MCINTOSH 1966).

Hilfreiche Unterstützung erhielt MUDGE bei den Grabungsarbeiten durch den ortsansässigen Rancher M. P. FELCH und später auch durch SAMUEL W. WILLISTON, der damals Student an der Universität von Kansas war und sich später besonders durch seine Arbeiten über frühe Tetrapoden, Schwimm- und Flugsaurier einen Namen machte. Die meisten Reste waren Oberflächenfunde und durch Verwitterung in keinem guten Zustand. Aus diesem Grund wurde die Grabungsstelle bereits im November des gleichen Jahres aufgegeben (WILLISTON 1915). Einige Jahre später, 1883, unternahm FELCH erneute Grabungen mit guten Resultaten. Heute wissen wir, daß hier eine der reichsten Dinosaurier-Ansammlungen in den Morrison-Schichten freigelegt wurde. Die Lokalität ist nun unter dem Namen Marsh Quarry 1 (Garden Park) bekannt (EVANOFF & CARPENTER 1998).

Carnegies *Diplodocus*

Diplodocus carnegii ist wohl die bekannteste *Diplodocus*-Art, was zweifellos damit in Zusammenhang steht, daß sich in einer Anzahl von Museen ein Abguß des Pittsburgher Skelettes befindet, mit dem eine interessante Geschichte verbunden ist.

Der Industrielle und Philanthrop ANDREW CARNEGIE (Abb. 4) gründete 1895 in Pittsburgh das Carnegie Museum. Erst drei Jahre später jedoch läßt sich sein spezielles Interesse für fossile Wirbeltiere belegen. Zwei unterschiedliche Geschichten, die bei MCGINNIS (1982) wiedergegeben sind (siehe auch COGGESHALL 1951 a, b, c) erklären, wie es hierzu gekommen sein soll. Die eine Geschichte besagt, daß CARNEGIE bei einem Besuch im American Museum of Natural History in New York die schon damals umfangreiche Sammlung fossiler Wirbeltiere sah. Viele Exponate, fand

4. Portrait des Pittsburger Industriellen und Philanthropen ANDREW CARNEGIE, der 1895 das Carnegie Museum gründete und die *Diplodocus*-Grabungen 1899 und 1900 finanzierte. – Aufn.: Carnegie Museum of Natural History.

er, seien auch für sein Museum eine Bereicherung, daher fragte er den Kurator der Sammlungen, HENRY FAIRFIELD OSBORN, ob es möglich sei, Abgüsse davon herzustellen. Dies mußte OSBORN verneinen, da viele Stücke zum Anfertigen einer Gußform zu zerbrechlich wären. Gleichzeitig aber wies er CARNEGIE darauf hin, daß es eine gut ausgerüstete Grabungsmannschaft durchaus schaffen könnte, im Westen binnen kürzerer Zeit eine entsprechende Sammlung an Originalstücken für Pittsburgh zusammenzutragen. A. CARNEGIE verwirklichte den Ratschlag, und so wurde der Grundstock der wirbeltierpaläontologischen Sammlung in Pittsburgh gelegt.

Die zweite Geschichte beginnt damit, daß ein gewisser WILLIAM H. REED (ein „Fossilienjäger", der u. a. für MARSH am Como Bluff arbeitete) 1898 am Freezeout Hill in Wyoming einen riesigen Sauropoden-Femur entdeckte. Nachdem die Presse von dem Fund erfuhr, wurde REED von einem Reporter des New York Journal interviewt; der Artikel erschien im November 1898 und erstreckte sich über eine ganze Seite; der Titel lautete „Das größte Tier, das jemals lebte, wurde im Westen entdeckt". Diesen Artikel, in dem nicht nur über REEDs Entdeckung, sondern auch sehr ausführlich über das gewaltige Tier, dem der Knochen einst gehörte, berichtet wurde (ein Bild zeigte einen Sauropoden, der sich an ein Hochhaus lehnte) las A. CARNEGIE beim Frühstück in seinem New Yorker Haus. Da er daran interessiert war, für sein vor drei Jahren gegründetes Museum einen Dinosaurier zu erwerben, schrieb er einen Brief an den Direktor seines Museums, Dr. WILLIAM J. HOLLAND (Abb. 5), mit dem Inhalt: Kaufe dies für Pittsburgh! Beigelegt waren der Zeitungsartikel und ein Scheck über 10 000 $.

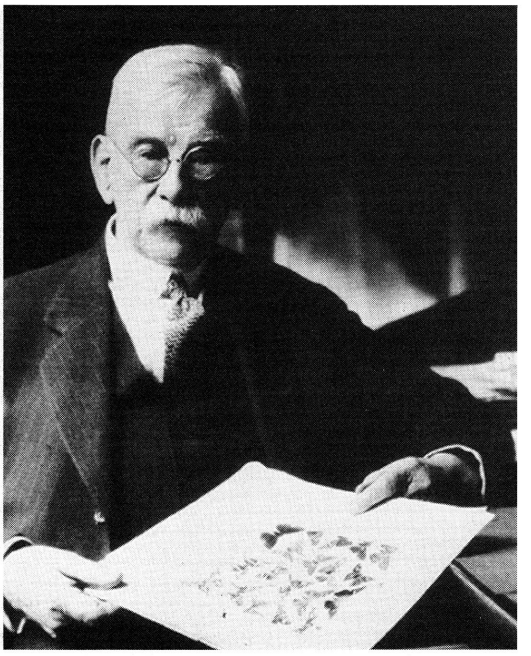
HOLLAND kontaktierte daraufhin REED in Wyoming (am 4. 12. 1898), der postwendend zurückschrieb, daß der Fund an denjenigen verkauft würde, der das höchste Gebot abgäbe. Noch im Dezember reiste HOLLAND selbst nach Wyoming und bot REED an, für das Carnegie Museum zu arbeiten und im Frühjahr, wenn der Schnee abgetaut und die Fundstelle wieder zugänglich wäre, das riesige Skelett zu bergen. Ursprünglich sollte REED sogar als Chef für Grabungs- und Präparationstätigkeiten eingestellt werden, doch lehnte er eine solche Position ab, da er keine Erfahrungen in der Präparation und dem Beschreiben von Fossilien hatte. Dennoch erklärte er sich gern bereit, für das Carnegie Museum seine Arbeit an der Sauropoden-Fundstelle fortzuführen und unterzeichnete einen Jahresvertrag. Außerdem übergab er HOLLAND den Oberschenkelknochen, den dieser mit nach Pittsburgh nahm. Da schon damals das American Museum of Natural History eine der in Amerika führenden Institutionen auf dem Gebiet der Wirbeltier-Paläontologie war, reiste HOLLAND nach New York, um einen geeigneten Paläontologen zu finden, der bereit war, die zu erwartenden Reste zu beschreiben und gleichzeitig in Pittsburgh eine Abteilung für Wirbeltier-Paläontologie aufzubauen. Eine solche Person fand er in dem stellvertretenden Kurator des Museums, JACOB L. WORTMAN. Allerdings stellte dieser die Bedingung, daß auch der junge Präparator ARTHUR S. COGGESHALL bei CARNEGIES Museum unter Vertrag genommen wurde. So wechselten beide im April 1899 von New York nach Pittsburgh. Von hier aus brachen sie in den Mittleren Westen auf, wo sie im Mai 1899 in Medicine Bow mit WILLIAM REED zusammentrafen.

Nach einem mehrtägigen Ritt erreichten sie die Sauropoden-Lokalität an der Taber Brothers

Ranch. Die dann folgenden Tage verbrachten sie mit der Suche nach weiteren Überresten des Riesentieres. Als diese erfolglos blieb entschloß sich WORTMAN, das Suchgebiet auf die weitere Umgebung auszudehnen; eine Maßnahme die sich als richtig erwies, denn erst in 48 km Entfernung wurde von COGGESHALL am Morgen des 4. Juli ein weiterer Knochen, der Zehenknochen eines Sauropoden, entdeckt. Schon zur Mittagszeit war ersichtlich, daß hier ein relativ vollständiges Skelett der Gattung *Diplodocus* vorlag (CM 84). Als die Wichtigkeit des Fundes gesichert erschien, schickte WORTMAN ein Telegramm an HOLLAND, der sofort CARNEGIE in Kenntnis setzte. Im August besuchte HOLLAND den Fundort, und bald kamen auch andere Wissenschaftler verschiedener Museen und Universitäten aus ganz Amerika, um die Grabungsstelle zu besichtigen. Das Hauptquartier am Sheep Creek wurde Camp Carnegie genannt.

Während der Winterzeit wurde die Arbeit in Pittsburgh fortgesetzt. Bald erkannte man dort, daß, obwohl dies der vollständigste bis dahin bekannte *Diplodocus* war, einige wesentliche Knochen zur Montage fehlten. Im Frühjahr 1900 wurde daher durch O. A. PETERSON eine weitere Grabung am Camp Carnegie durchgeführt und die Fläche erweitert, wodurch ein zweiter, etwas kleinerer Skelettrest zum Vorschein kam (CM 94).

Aus diesen beiden Teilskeletten war es möglich, ein einigermaßen vollständiges Skelett zusammenzusetzen, so daß HOLLAND bald ANDREW CARNEGIE seinen persönlichen Dinosaurier präsentieren konnte. Zu dieser Zeit war der Pittsburgher *Diplodocus carnegii* das größte montierte Dinosaurier-Skelett der Welt (dieser Ruhm hielt allerdings nicht lange, da schon wenige Jahre später (1909–13) eine Expedition des Berliner Museums für Naturkunde am Tendaguru in Tanzania (damals Deutsch-Ostafrika) das Skelett eines noch größeren Tieres (*Brachiosaurus brancai*) bergen konnte, das seit seiner Aufstellung 1937 im Lichthof des Berliner Museums für Naturkunde als die größte Dinosaurier-Montage gilt). Um den *Diplodocus* in Pittsburgh trotz des großen Gewichtes der versteinerten Knochen aufstellen zu können, entwickelte COGGESHALL ein neues Montage-System. Er konstruierte ein strukturelles Stahlgerüst, das der Form der Wirbelsäule entsprach und montierte die Knochen auf diesem fest. Diese Methode fand später in vielen Museen Anwendung; so auch in Frankfurt im Fall des senckenbergischen *Diplodocus*.



5. Portrait von WILLIAM J. HOLLAND, dem langjährigen Direktor des Carnegie Museums und Koordinator der paläontologischen Ausgrabungen. – Aufn.: Carnegie Museum of Natural History.

Die Erstbeschreibung des 26 Meter langen Pittsburgher *Diplodocus* erfolgte 1901 durch JOHN B. HATCHER, der zu Ehren ANDREW CARNEGIES den Artnamen *Diplodocus carnegii* vergab (später folgten weitere Beschreibungen, z. B. durch HATCHER 1903; HOLLAND 1906, 1908, 1910, 1924; JOUBERT 1908; MCINTOSH 1990 a, b; MCINTOSH & BERMAN 1975; TORNIER 1909 a, c). Das Skelett wurde schnell bekannt und erhielt von CARNEGIES Freunden den Namen „Dippy".

Bei einem Besuch auf CARNEGIES Landhaus in Schottland bemerkte König EDWARD VII. von England ein Gemälde des Skelettes und fragte, ob ein Duplikat des Stückes für das Britische Museum angefertigt werden könnte. CARNEGIE entsprach diesem Wunsch und stellte ein Team italienischer Stukkateure ein, die in zwei Jahren von jedem Knochen eine Gußform herstellten und so das Skelett Stück für Stück replizierten. Unter COGGESHALLS Anleitung wurde der Abguß in London aufgestellt und konnte im Mai 1905 feierlich König EDWARD und dem Land Großbritannien übergeben werden (HOLLAND 1905 a, b; Abb. 6).

Weitere Anfragen für Abgüsse kamen aus Deutschland, Frankreich, Österreich und Italien. Auf jede Anfrage hin stellte CARNEGIES Museum einen Abguß her, den HOLLAND den Staatsoberhäuptern präsentierte. Nachdem fünf Replikate in europäischen Museen standen, dachte HOLLAND darüber nach, daß auch künftig königliche Anfragen kommen könnten und ließ vier weitere Abgüsse anfertigen. 1910 reiste er mit Mitgliedern des Museums nach Rußland, um eine der Nachbildungen in St. Petersburg dem Zaren NICHOLAS II. zu zeigen. Von dort aus reisten sie nach Spanien zu König ALFONSO VIII. Danach ging es nach Argentinien, wo Präsident ROGUE SAENZ PENA einen Abguß im Nationalmuseum in Buenos Aires aufstellen ließ, dann nach Mexiko, wo das letzte Replikat 1928 für das Nationalmuseum in Mexiko City erworben wurde (HOLLAND 1930). Der allerletzte in Pittsburgh hergestellte Abguß gelangte 1934 im Austausch gegen eine große Zahl deutscher Fossilien nach München. Er wurde niemals montiert und befindet sich noch immer im Magazin der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie. Während man in Pittsburgh selbst keine Abgüsse mehr herstellte, wurden die Gußformen weitergereicht, so daß sich heute noch in einigen anderen amerikanischen Museen eine Nachbildung des Pittsburgher *Diplodocus* finden läßt, so z. B. in Vernal oder North Carolina (Children Museum).

Die Geschichte des senckenbergischen *Diplodocus*

Das montierte Skelett im Senckenberg-Museum (SMF R462) ist mit seinen 18 m Länge etwas kleiner als das Pittsburgher Exemplar, allerdings gehören, im Gegensatz zu diesem, nicht alle Knochen zur Gattung *Diplodocus*. So konnten während einer kürzlich durchgeführten Untersuchung (MICHELIS & SACHS, in Vorbereitung) Knochen von drei verschiedenen Sauropoden-Gattungen aus der Morrison-Formation (*Diplodocus*, *Apatosaurus* und ?*Barosaurus*) in der Montage nachgewiesen werden. So gehört der rechte Humerus (Oberarmknochen) zu *Apatosaurus*, die rechte Tibia (Schienbein) und Fibula (Wadenbein) zu ?*Barosaurus*. Viele Knochen stammen allerdings von einem in Teilartikulation gefundenen Individuum (Katalognummer 516 des AMNH) aus dem Bone Cabin Quarry in Zentral Wyoming (siehe unten), das 1897 entdeckt und 1899 durch ein Grabungsteam des American Museum of Natural History (KAISEN, MATTHEWS, GRANGER und SCHNEIDER) geborgen wurde. Dieser Skelettrest bestand aus 6 Halswirbeln, der vollständigen Rückenwirbelsäule, 9 vorderen Schwanzwirbeln, 6 Rippen und dem rechten Ilium (Darmbein). Auf dem Funddiagramm (Abb. 7 b) sind unterhalb des gekennzeichneten Skelettrestes noch weitere Knochen zu sehen, die der Größe nach zu dem Skelett gehören könnten, so die beiden Ischia (Sitzbeine) und ein Unterschenkel. Andere Skelettelemente, wie etwa die rechte Scapula (Schulterblatt), die Pubes (Schambeine) und die Extremitäten stammen aus anderen Teilen des Steinbruchs, während die Herkunft der 24 vorderen Schwanzwirbel (von denen 17 in Artikulation vorliegen) nicht bekannt ist (KELLER 1973 a).

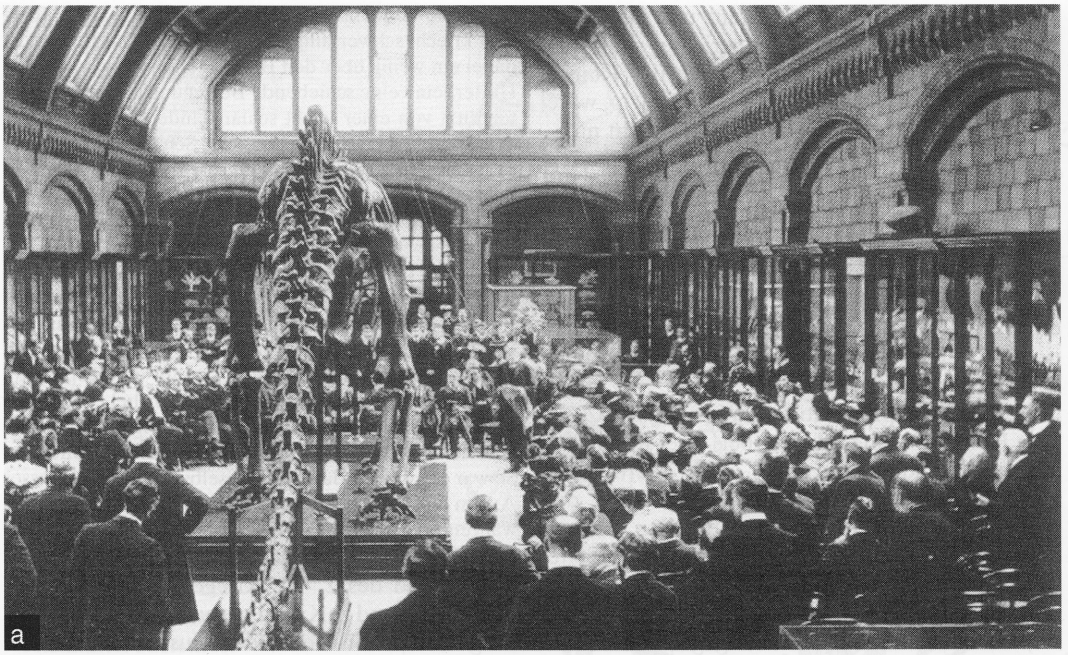
Die Präparation und die erste Montage des Skelettes erfolgten in New York, wobei allerdings zunächst nur 5 Halswirbel und 8 vordere Schwanzwirbel des Fundes Verwendung fanden (Abb. 8 b; KELLER 1973 a). Um das Aussehen des Gesamtskelettes deutlich zu machen, wurden die vorhandenen Reste in ein Holzgerüst eingefügt (Abb. 8 a) und die fehlenden Knochen auf den Hintergrund gemalt. Das so aufgestellte Stück wurde in 23 Kisten verpackt (mit einem Gesamtgewicht von 146,5 Zentnern) und auf dem Seeweg von New York nach Deutschland gebracht.

Im Lichthof des Senckenberg-Museums war das „Holzgerüst-Skelett" bis ins Jahr 1920 zu sehen (Abb. 8 c); dann erfolgte durch den Oberpräparator CHRISTIAN STRUNZ eine Ummontage, wobei die von COGGESHALL in Pittsburgh entwickelte Methode zur Anwendung kam.

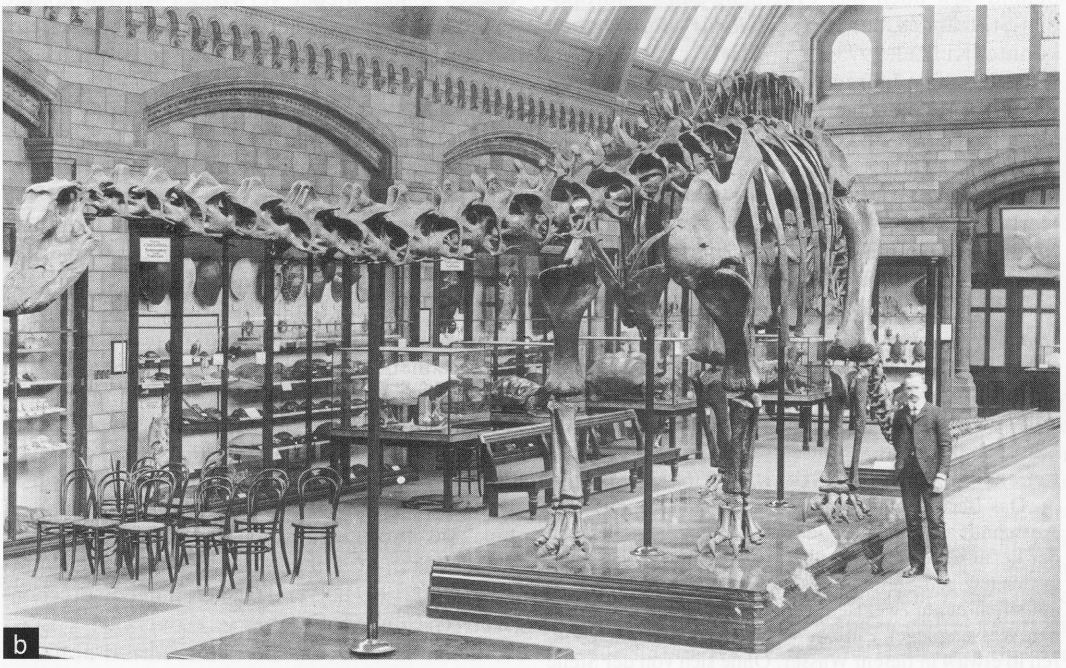
Ein im Vorfeld auftretendes Problem war, in welcher Körperhaltung das „neue" Skelett gezeigt werden sollte. STRUNZ berichtete 1936 in einem Artikel, welche Vorschläge es gab und wie man letztlich zu einer Lösung kam.

Es muß vorausgeschickt werden, daß die damals gängige Meinung vorherrschte, die Sauropoden seien mehr oder weniger vollständig im Wasser lebende Tiere gewesen (zum einen, weil man ihre Reste meist in Flußsedimenten fand, zum anderen, weil man sich nicht vorstellen konnte, daß die Tiere ihr Körpergewicht an Land hätten tragen können (für weitere Erläuterungen siehe DODSON 1990), sie hätten also eine Lebensweise geführt, die gewisse anatomische Voraussetzungen mit sich bringt (etwa den Körper aufrichten zu können, um an der Oberfläche zu atmen), auf die es in der neuen Rekonstruktion Rücksicht zu nehmen galt.

STRUNZ bemerkte, daß die vier verwachsenen Sakral-(Becken-)wirbel zusammen eine Art Bo-



6 a. Feierliche Einweihung des *Diplodocus*-Abgusses im British Museum of Natural History in London im Mai 1905.



6 b. Das Londoner Skelett an seinem alten Standpunkt im Reptilien-Saal.
Beide Aufnahmen: Carnegie Museum of Natural History.

gen bilden, wodurch der Schwanz und die hinteren Rückenwirbel nach oben gerichtet sind. Lag der Schwanz waagerecht, hätte sich der Rumpf also aufgerichtet. Folgt man diesem Prinzip, wäre es mit geradestehenden Hinterbeinen nicht möglich gewesen, daß die Vorderbeine den Boden berühren. Aus diesem Grund wurden bei der neuen Montage die Hinterbeine stark abgeknickt; eine Haltung, von der STRUNZ annahm, daß sie die Ruhestellung der Tiere darstellte. Eine weitere Auffälligkeit in der Montage von 1920 bestand darin, daß die Schulterblätter steil nach oben gerichtet waren, ähnlich wie bei den heutigen Brückenechsen (Abb. 9 a).

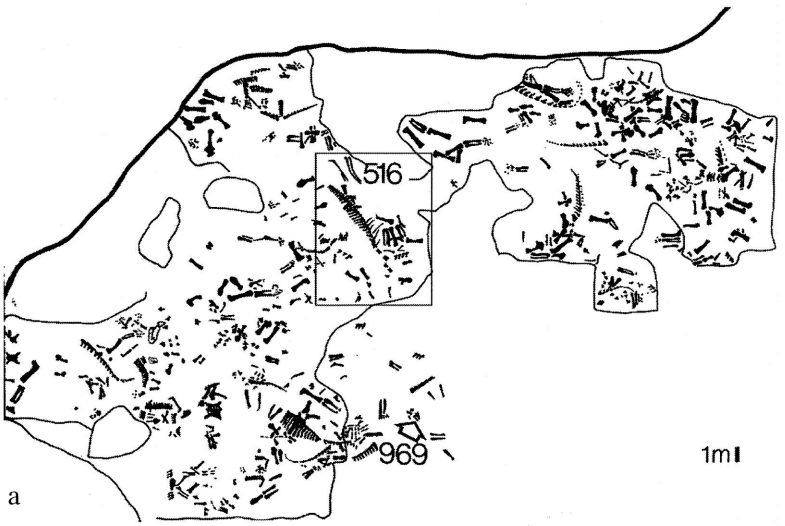
Bei der Nachpräparation fand STRUNZ 1920 in dem Hohlraum eines Halswirbels zwei Zahnfragmente (32 und 29 mm lang) eines Theropoden (*Antrodemus* = *Allosaurus*). Er vermutete, die Zähne seien beim Fressen abgebrochen (außerdem schlußfolgerte er, daß die auf einer Seite starke Zerstörung von Querfortsätzen der Halswirbel wohl auf Raubsaurierfraß zurückzuführen sei). KELLER (1973 a) nimmt hingegen an, daß die Zähne eingeschwemmt wurden. Unter diesem Zahnmaterial (SMF R4043), das heute nicht mehr aufzufinden ist (PLODOWSKI, pers. Mitt.), befand sich auch das Fragment eines Sauropoden-Stiftzahnes, der zu *Diplodocus* gehört haben könnte (KELLER 1973 a).

In den 30er Jahren wurden Überlegungen angestellt, das Skelett erneut umzubauen. Deshalb erhielt STRUNZ den Auftrag, Zeichnungen verschiedener Haltungsmöglichkeiten anzufertigen (Abb. 9). Mit der neuen Montage wurde im Herbst 1934 begonnen, allerdings bezog sich die Modifikation nur auf wenige Partien. So erhielten die Schulterblätter eine waagerechte Position, und die Vorderbeine wurden angewinkelt (Abb. 9 b). Der nun entstandene Freiraum zwischen den Vorderbeinen diente als Ausstellungsfläche für ein Diorama mit 3 Miniatur-Diplodociden (im Maßstab 1:10), die einige der möglichen Körperhaltungen veranschaulichten. Über diese Lebensgruppe schrieb STRUNZ (1936: 378–379):

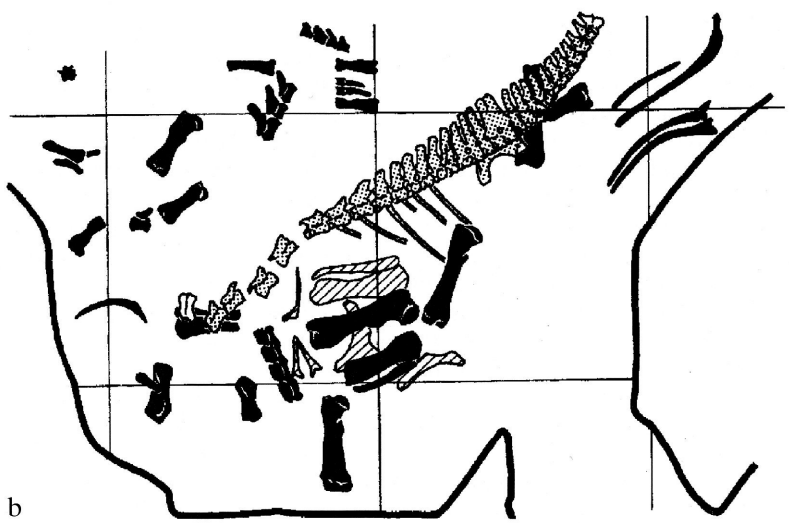
„Das Becken, in dem die Modelle stehen, soll einen Ausschnitt aus einem größeren Gewässer darstellen. An der tiefsten Stelle (etwas über 6 m) steht ein Tier genau in der jetzigen Stellung unsres Gerippes; es steht halb aufgerichtet auf zwei Beinen und erreicht mit dem Kopf den Wasserspiegel. Ein zweites Tier steht auf allen Vieren in etwa 4 m tiefem Wasser. Ohne sich von der Stelle zu bewegen, kann es mit seinem langen Hals die an der Wasser-Oberfläche treibenden Pflanzen erreichen. Diese Wassertiefe wurde von den Tieren bevorzugt, da sie ihnen die bequemste Stellung ermöglichte. Das dritte Tier kriecht schwerfällig auf dem Lande. Das Becken ist dabei ein wenig über den Boden gehoben, während die Hinterbeine eine schiebende Bewegung ausführten, unterstützt von einer leicht schlängelnden Bewegung der Wirbelsäule des Rumpfes und des Schwanzes. Die Vorderbeine stützen den höher gestellten Vorderkörper. Der Hals, der außerhalb des Wassers niemals hoch gehoben oder längere Zeit nach vorne getragen werden konnte, liegt auf dem Wasser. Auch vom Lande aus sucht das Tier seine Nahrung auf dem Wasser. Beim Kriechen auf dem Lande mußte sich der Hals auf den Boden stützen. Beim Ergreifen der Nahrung an der Wasseroberfläche wurde der Kopf vermutlich waagerecht gehalten. Diese Haltung konnte der Kopf dann einnehmen, wenn die ersten 3–4 Halswirbel etwas nach unten gerichtet waren, während die übrigen Halswirbel eine leichte, verkehrt-S-förmige Krümmung bildeten. So war es möglich, daß das Tier selbst im flachen Wasser Augen und Nase über den Wasserspiegel heben konnte, während der übrige Teil des Kopfes, der Hals und der Rumpf sich unter dem Wasser befanden."

Während des 2. Weltkrieges war das Skelett abmontiert und in Kisten verpackt in den bunkerartig verstärkten Keller des Museums in Sicherheit gebracht worden. Das Stahlgerüst blieb in den Räumen der Schausammlung und überstand den Krieg ohne größeren Schaden zu nehmen, so daß es später wieder verwendet werden konnte und der *Diplodocus* bei der Wiedereröffnung des Museums am 19. März 1949 in seiner alten Haltung zu sehen war.

In den 60er Jahren führte WILHELM SCHÄFER, der damalige Direktor des Senckenberg-Museums, funktionsmorphologische Studien am *Diplodocus*-Skelett durch (Abb. 10). Er fertigte von jedem Knochen große Zeichnungen an und fügte diese an einer hohen Wand in seiner Bibliothek zu einem Skelett zusammen. Indem er nun die „Knochen" streckte und die Muskeln einzeichnete, war es ihm möglich die funktionellen Grenzen zu erkennen. Als Basis für seine Studien dienten ihm rezente Warane und Krokodile. Da diese eine „reptiloide" (plantigrade) Gliedmaßenkrümmung besitzen, nahm SCHÄFER an, daß auch der Dinosaurier entsprechend abgewinkelte Extremitäten besaß. Als Begründung wies er darauf hin, daß enorme Muskelpakete den Körper gestützt haben könnten (KLAUSEWITZ 1999; SCHÄFER 1980). 1969 ließ er das Skelett in entsprechender Weise ummontieren.



7 a. Funddiagramm des Bone Cabin Quarry von 1905. Der eingerahmte Bereich zeigt den senckenbergischen Skelettrest. – Nach KELLER 1973 a, cf. OSBORN 1904.



7 b. Ausschnitt aus dem Funddiagramm, der den Frankfurter Skelettrest zeigt (gepunktet markiert). Die schraffierten Knochen, die unterhalb der Wirbelsäule liegen, könnten eventuell auch zu diesem Individuum gehören. – Aus KELLER 1973 a.

Der Streit um die richtige Haltung

Schon viele Jahre zuvor machten sich einige Personen Gedanken darüber, welche mögliche Körperhaltung *Diplodocus* zu seinen Lebzeiten eingenommen haben könnte. Da es ganz unterschiedliche Schlußfolgerungen gab, waren z. T. heftige Meinungsverschiedenheiten die Folge. An den Diskussionen beteiligten sich im besonderen vier Personen: OLIVER HAY in Washington, FRITZ DREVERMANN in Frankfurt, GUSTAV TORNIER in Berlin und OTHENIO ABEL in Wien. Wesentlicher Streitpunkt war die Stellung der Extremitäten: ob diese in Säugetier-Manier unter dem Körper standen oder wie bei Reptilien seitlich davon abgewinkelt waren. Die erste alternative Darstellung stammt von HAY, der 1908 eine Lebensrekonstruktion in krokodilartiger Pose vorstellte (Abb. 11). Er argumentierte damit, daß die Gestalt der Zehenknochen (die inneren Zehen sind stärker entwickelt als die äußeren) und die Stellung der Unterarmknochen, des Radius (Speiche) direkt an der Ulna (Elle), dafür sprechen, daß die Hand nach außen gedreht war, wie es für die von HAY vertretene Haltung nötig wäre. Er führte außerdem an, daß geradestehende Beine das hohe Gewicht des Tieres nicht hätten tragen können (HAY 1908, 1910).

Am 16. Dezember 1908 hielt ABEL in Wien einen Vortrag über den Bau und die Lebensweise der Dinosaurier, in dem er HAYs Ansichten besprach (ABEL 1909) und anführte:

„[da] die Gelenkenden der großen Extremitätenknochen der Sauropoden mit Knorpelscheiben überzogen waren, läßt sich auf diesem Wege die Auffassung HAY's nicht widerlegen, wohl aber die Verhältnisse der Gelenkenden der Metapodien sowie durch die Gesamtform von Hand und Fuß."

Außerdem gibt ABEL (1910: 16) im einzelnen folgende Gründen gegen die HAYsche Theorie an:

1. Die Form der Metapodien im allgemeinen
2. Die Stellung der Metapodien in Bogenform unter dem Carpus (Handwurzel)
3. Die Reduktion der Außenfinger und Außenzehen bei *Brontosaurus* (= *Apatosaurus*)
4. Die Reduktion der Phalangen (Fingerglieder) in Finger I und V bis auf die Grundphalange bei *Morosaurus* (= *Camarasaurus*)
5. Die auf der Vorderseite der Metatarsalien (Mittelfußknochen) verschobenen distalen Gelenkflächen von *Morosaurus* (= *Camarasaurus*)

Einen Befürworter fand HAY in dem Berliner Zoologen GUSTAV TORNIER, der in mehreren Arbeiten (TORNIER 1909 a, b, 1910 a, b; siehe auch STREMME 1909, 1910) die plantigrade Körperhaltung (die Haltung eines Sohlengängers) von *Diplodocus* zu untermauern versuchte. 1909 stellte er sogar eine Skelettrekonstruktion in entsprechender Pose vor (Abb. 12 a). Im wesentlichen begründete TORNIER seine Theorie damit, daß *Diplodocus*: ein Dinosaurier und folglich ein Reptil sei (kein Säugetier); daß der Schultergürtel und die Gelenkgrube für den Humerus (Oberarmknochen) eidechsenartig gebaut sind; daß das Becken ein typisches Reptilienbecken ist und die Krallen Reptiliencharakter aufweisen.

Die Folgerung war, daß *Diplodocus* ein vierfüßiges Reptil war, die Stellung der Extremitäten also so gewesen sein muß, wie bei Waranen oder bei den Krokodilen; daß der Schwanz langgestreckt gewesen sein muß, wie es bei den Eidechsen der Fall ist; daß der Hals eine Stellung, Krümmung und Biegungsfähigkeit wie beim Strauß besessen hat.

Auch diese Aussagen ging ABEL kritisch an und brachte eine ausführliche Gegendarstellung, wobei er nach einer eingehenden Untersuchung des Wiener Skelettabgusses zu 21 Grundergebnissen kam, von denen die wesentlichen sind, daß bei *Diplodocus*: ein hoher, schmaler Thorax (Brustkorb) ausgebildet war, der die Extremitäten stützte, wobei die schwere hintere Körperhälfte von der kräftig gebauten Beckenregion getragen wurde; daß die Hinterbeine in Ruhestellung leicht nach vorne gespreizt waren, da sie mit dem Schwanz eine Art Dreifuß bildeten; daß Hand und Fuß digitigrad waren (= die Phalangen waren hochgestellt, und die Tiere traten mit ihnen auf) und die Metapodien steil und in Bogenform standen; daß die Metacarpalia (Mittelhandknochen) schlanker und länger waren als die Metatarsalia (Mittelfußknochen), wodurch der Carpus (Handwurzel) höher stand; daß die Fortbewegung durch Schreiten, nicht durch Kriechen geschah; daß der Hals normalerweise vorgestreckt war, aber auch aufgerichtet werden konnte und der seitliche Bewegungsfreiraum sehr groß gewesen ist.

TORNIER wiederum schrieb als Entgegnung an ABEL eine ausführliche, aber z. T. auch sehr polemische Arbeit (Anfangssatz: „In der hier zunächst zur Besprechung vorliegenden Schrift hat ihr Verfasser sich den Kampf gegen die von mir vertretene *Diplodocus*-Auffassung auf seine Weise recht sehr erleichtert"), die 1910 in der Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft abgedruckt wurde. Im wesentlichen stellt er seine bereits genannten Standpunkte noch einmal dar, so daß auf diese Publikation hier nicht näher eingegangen werden muß.

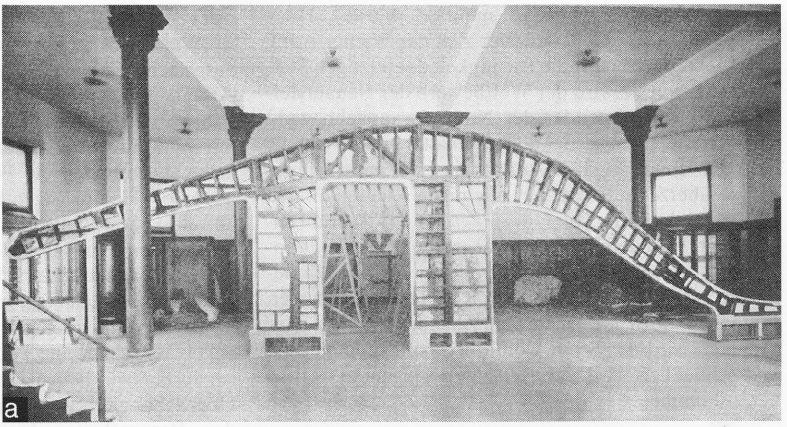
Während die Diskussion zwischen TORNIER und ABEL in normalen Grenzen verlief, gab es einen Gelehrtenstreit in großem Maße zwischen ihm und dem Frankfurter FRITZ DREVERMANN.

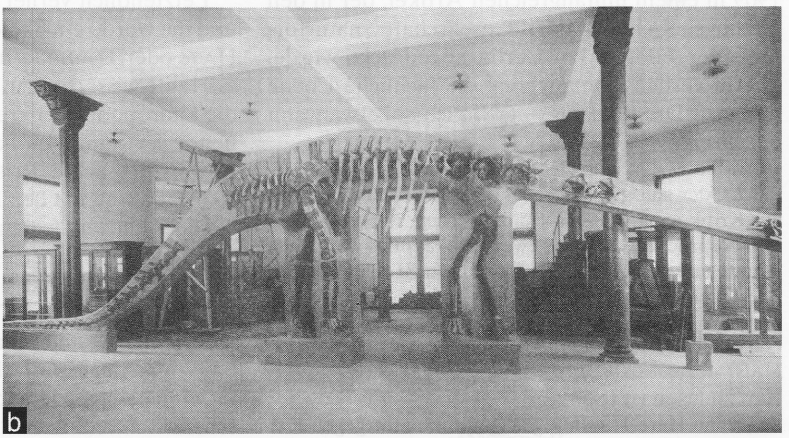
Alles begann mit einem Artikel über die TORNIERschen Theorien, der in Nr. 230 der Frankfurter Zeitung erschien, auf den DREVERMANN in einer nachfolgenden Ausgabe folgende Darstellung gab:

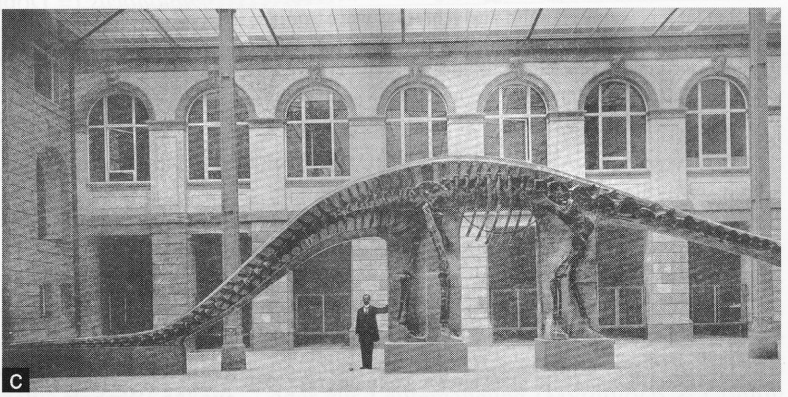
„Der falsch montierte *Diplodocus*

Wir hatten in Nr. 230 über einen Vortrag des Berliner Zoologen Prof. G. TORNIER berichtet, in dem dieser die Ansicht äußerte, daß die in Berlin, Paris und London befindlichen drei Exemplare des *Diplodocus carnegii* falsch montiert seien; und im Anschluß daran wurde die Vermutung ausgesprochen, daß wohl auch der *Diplodocus longus* im Senckenbergischen Museum in Frankfurt a. M. falsch rekonstruiert sei. Hierzu erhalten wir nun von Herrn Dr. FRITZ DREVERMANN, Kustos dieses Instituts, folgende Zuschrift: ... [eine Körperhaltung] „wie TORNIER sie annimmt, also nach Krokodilart, ist vorher schon von HAY für richtiger erklärt worden; neu ist nur die s-förmige Krümmung des Halses. Wenn jedoch amerikanische Forscher wie OSBORN (unter dessen Leitung

8. Erste Montage des Frankfurter Skelettes. – Aus DREVERMANN 1911: a = Rohbau des Holzgerüstes. b = die erste Montage des Skelettes im American Museum of Natural History in New York. c = das Skelett, wie es bis 1920 im großen Lichthof des Senckenberg-Museums zu sehen war.







der Frankfurter *Diplodocus* montiert wurde), HATCHER, HOLLAND und in neuester Zeit der Wiener ABEL mit guten Gründen für die Richtigkeit der jetztigen Stellung eintreten, so wird der Wettbewerb der Neuaufstellung, den der Einsender der Notiz voraussieht, wohl noch gute Weile haben! Audiatur et altera pars – wer als Laie den TORNIERschen Aufsatz liest, ist natürlich genau so überzeugt von seiner alleinigen Richtigkeit wie derjenige, der z. B. ABEL in seinen klaren Ausführungen folgt. Und daß die Amerikaner, die doch die Dinosaurier – ich möchte fast sagen – dutzendweise montieren, so gar keine Kenntnis vom Reptilienskelett haben sollten, ist doch höchst unwahrscheinlich. In ein paar Monaten wird der Streit wohl durchgefochten werden und schließlich wird aus Rede und Gegenrede etwas herauskommen."

Mit diesem letzten Satz sollte DREVERMANN recht behalten, denn TORNIER entgegnete ihm 1909 in einem umfangreichen Artikel, der in den Sitzungsberichten der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin abgedruckt wurde. Hierin verließ er manchmal die fachliche Ebene und griff DREVERMANN persönlich an, etwa wenn er schreibt:

„Soll hier nun eine Grobheit niedergeschrieben werden? Oder soll gar des Frankfurter Herrn Befähigung zur Kritik etwa so eingeschätzt werden, wie er die von ihm besprochene Schrift bewertet? Aber das wäre doch höchst unschicklich, und taktlos braucht man deshalb doch auch nicht zu sein."

Zu diesem Artikel schrieb nun auch DREVERMANN eine Erklärung (1910), in der unter anderem zu lesen ist (S. 401):

„Wenn Herr TORNIER gerne mit ‚Humor gegen Humor, Spott gegen Spott' antritt, so stehe ich ihm ebenso gerne zur Verfügung und würde ihm etwa antworten: Wer mit Kanonen auf Spatzen – vorbeischießt, muß sich gefallen lassen, wenn man ihn auslacht. Das wäre Spott. Ausdrücke aber wie die oben erwähnten muß ich dem wissenschaftlichen Sprachschatz des Herrn TORNIER zurückerstatten, mit der Bitte, sie in Zukunft anderweitig zu verwenden."

Noch vor dem Abdruck des DREVERMANNschen Artikels hatte TORNIER die Gelegenheit, diesen zu lesen und eine Antwort zu formulieren, die in derselben Ausgabe der Sitzungsberichte erschien. Hier ist z. B. zu lesen:

„Dann findet mein Herr Gegner noch weitere ‚Freundlichkeiten' gegen sich und seinen Artikel in dem meinigen; wahrscheinlich unter ähnlichen Interpretationen wie bisher. Ganz recht aber hat er, wenn er erklärt: ‚Ich kann meine Zeit nützlicher verwenden (als mit Wortgefechten)'; denn er meint damit offenbar: rein sachliche Auseinandersetzungen rein sachlich bekämpfen! Warum aber tut er es nicht?"

oder:

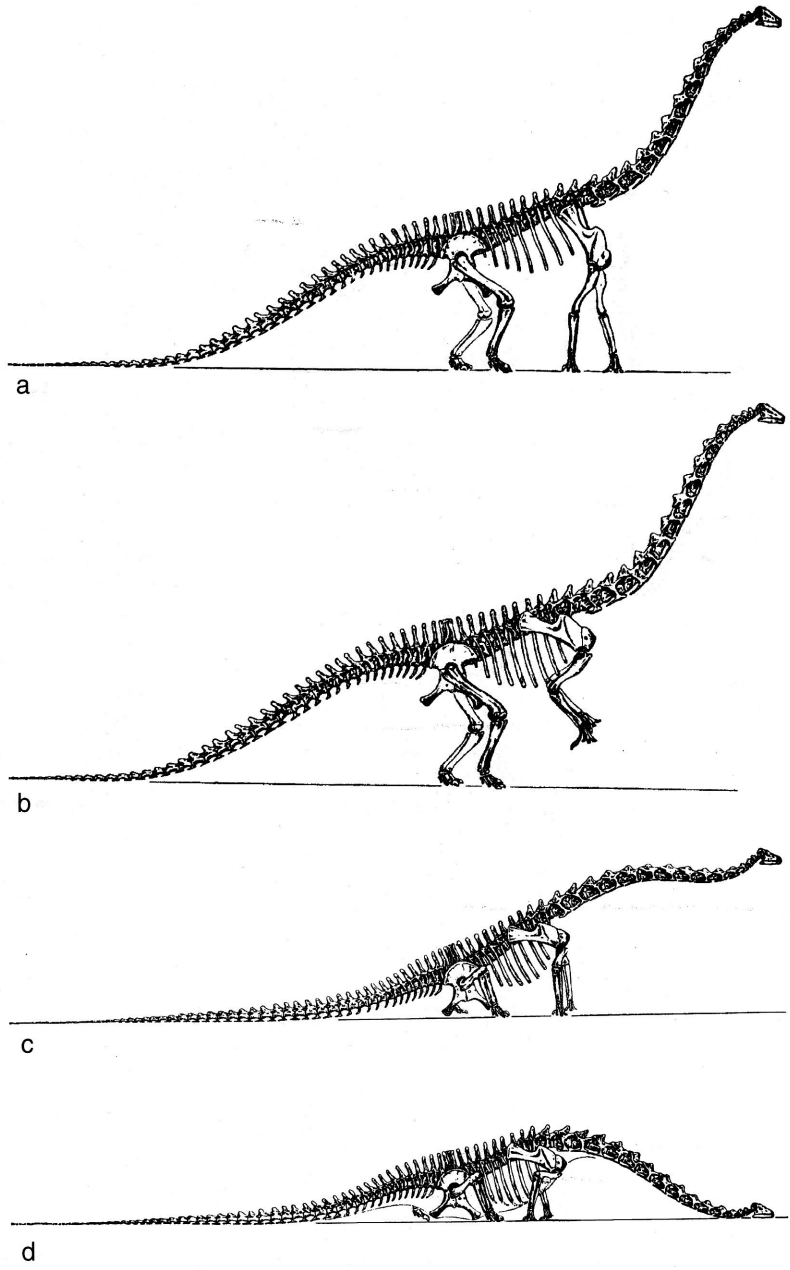
„Wer mit Kanonen auf Spatzen vorbeischießt, wird ausgelacht – bezieht sich offenbar auf den Satz meiner Arbeit: ‚Weil dieser Artikel nun ferner unter der Ansicht entsteht, daß auch in der Wissenschaft nicht immer nur mit Kanonen zu schießen ist, und daß auf jedem ehrlichen Fechtboden die Waffen gleich sein sollen; also auch dort Humor gegen Humor und Spott gegen Spott antreten kann und soll ...Ich hätte mit Kanonen nicht auf Spatzen schießen wollen, muß ich aber entschieden als mir fernliegend zurückweisen. Denn einmal schießt man mit Kanonen nicht immer auf Spatzen, sondern gewöhnlich nicht; ja gegen rebellische Volksmassen soll angeblich schon eine Feuerspritze genügen; und hätte ich ferner wirklich meine Gegner in Anmaßung und Überhebung für Spatzen gehalten, so hätte ich mich mit der Besprechung ihrer Schriften durchaus nicht bemüht; also kann ich auch nicht ausgelacht werden."

Letztendlich verlief diese Diskussion im Sand, und nie wurde ein Skelett nach den Vorstellungen HAYS oder TORNIERS umgebaut.

Heute wissen wir, u. a. durch Fußabdrücke, daß die Sauropoden senkrecht unter dem Körper stehende Extremitäten hatten. Den ersten sicheren Beweis erbrachte ROBERT T. BIRD, der in den 1930er Jahren in Glen Rose in Texas längere Sauropodenfährten freilegte. Der jeweilige Fußabstand in der Spur betrug 3,60 m, ihre Breite 1,80 m (BIRD 1985; NORMAN 1991). Ähnliche Fährtenfolgen wurden in vielen Teilen der Welt entdeckt; in Deutschland kamen Sauropodenspuren in Barkhausen an der Hunte (Landkreis Osnabrück) und in Münchehagen (Landkreis Nienburg) zum Vorschein.

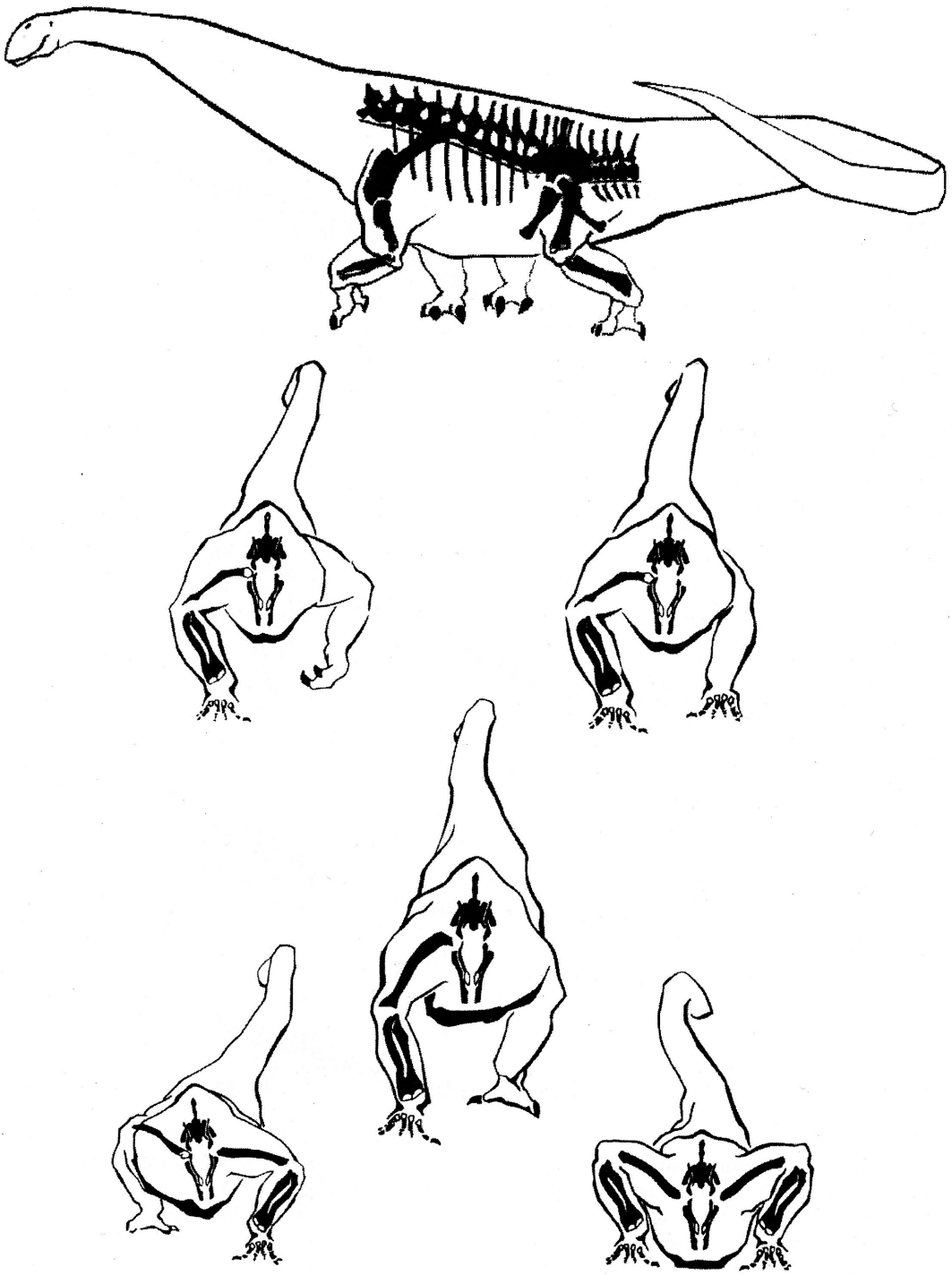
Charakterisierung der Gattung *Diplodocus*

Diplodocus (= Doppelbalken) ist nach den ab dem 12. Schwanzwirbel gegabelten Hämapophysen (Schwanzrippen; Abb. 13 a) benannt. Er ist der namensgebende Vertreter der Familie Diplodocidae (siehe Systematik) und wurde bisher nur in der Morrison Formation nachgewiesen. *Diplodocus* besaß einen grazil gebauten Körper und lange säulenartige Extremitäten, wobei die Vorderbeine kürzer waren als die Hinterbeine. Der Schädel (Abb. 13 b) ist relativ klein (etwa so groß wie ein Pferdekopf) und trägt längliche, stiftartige Zähne (26–30 im Oberkiefer, 20 im Unterkiefer). Die Augenöffnungen sind rundlich und sitzen am höchsten Punkt des Schädels. Der Hals besteht aus 15 Wirbeln, deren Centra (Wirbelkörper ohne Aufsatz) etwas verlängert sind und große Pleurocoele (ausgedehnte innere Höhlräume) aufweisen, wobei es sich um ein Leichtbaumerk-

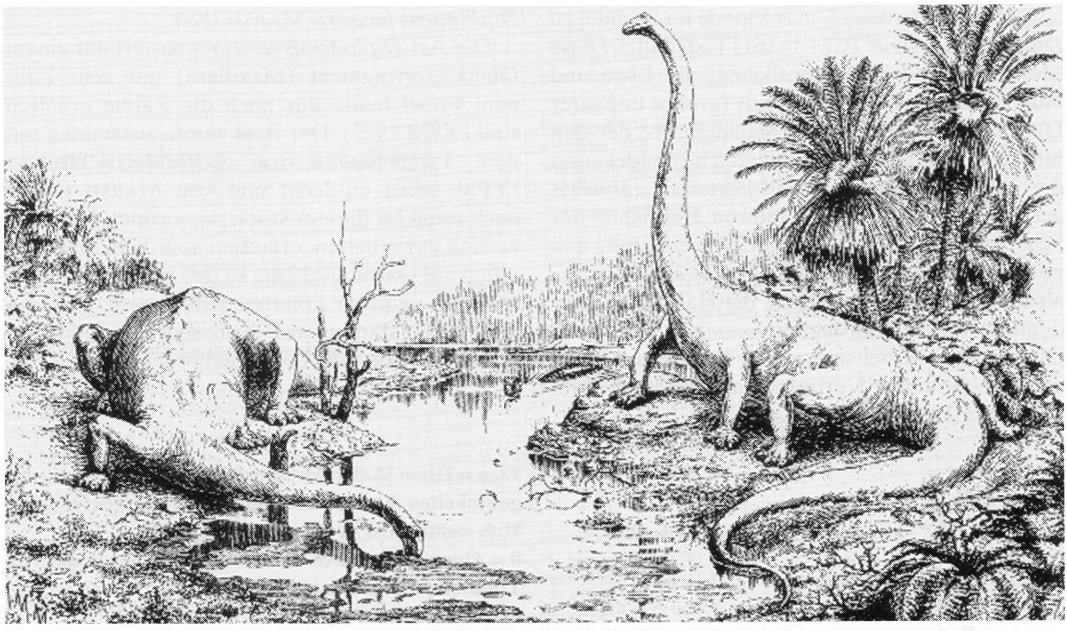


9. Der Oberpräparator CHRISTIAN STRUNZ fertigte für den Umbau des Skelettes 1934 Zeichnungen verschiedener Möglichkeiten der Körperhaltung an. – Aus STRUNZ 1936:
a = Skelett, wie es von 1920 bis 1934 zu sehen war (auffallend sind die senkrecht stehenden Schulterblätter).
b = Skelett in der Haltung von 1934.
c = die von STRUNZ vermutete Körperhaltung, wenn das Tier in 3 m tiefem Wasser ruhte.
d = die von STRUNZ vermutete Körperhaltung eines am Ufer kriechenden Tieres.

mal handelt. Die Dornfortsätze der Halswirbel sind V-förmig auseinandergeklappt. Der Rückenbereich besteht aus zehn Wirbeln. Alle Wirbel vor dem Becken sind opisthocoel (= die vordere Wirbelendfläche ist konvex, die hintere konkav). Das Sakrum wird von fünf bei erwachsenen Tieren verwachsenen Wirbeln gebildet. Hier haben die Dornfortsätze ihre größte Höhe. Der Schwanz besteht aus ca. 80 leicht procoelen (= die vordere Wirbelendfläche ist konkav, die hintere konvex) Wirbeln und ist peitschenartig verlängert. Er könnte daher zur Verteidigung (HOLLAND 1915) oder zur Lauterzeugung (MYHRVOLD & CURRIE 1997) eingesetzt worden sein (siehe auch WILSON et al. 1999).



10. Funktionsmorphologische Studien, die WILHELM SCHÄFER in den 60er Jahren durchführte. Sie zeigen eine Seitenansicht und einen Querschnitt durch den Körper beim Laufen. – Aus SCHÄFER 1980.



11. Oliver Hays Rekonstruktion eines *Diplodocus* in krokodilartiger Pose in einem Sumpfgebiet. – Aus Hay 1910.

Die Arten der Gattung *Diplodocus*

Diplodocus longus Marsh 1878

Diplodocus longus ist die Typusart der Gattung *Diplodocus*. Der Typusfund besteht aus siebzehn Schwanzwirbeln, wovon zwei vollständig erhalten sind (YPM 1920). Einer der charakteristischen Hämalbögen ist ebenfalls erhalten. Beiliegend fand man diverse Knochen von *Apatosaurus*, die zunächst dem Typus zugeordnet wurden. Der Fund stammt aus Garden Park/Colorado (Marsh Quarry 1). Im gleichen Steinbruch wurden zwei Schädel (USNM 2672 und 2673) entdeckt, die Marsh (1884) ebenfalls zu *Diplodocus longus* stellte.

Diplodocus carnegii Hatcher 1901

Der Holotypus von *Diplodocus carnegii* (CM 84) besteht aus dem rechten Femur (Oberschenkelknochen), dem Becken (ohne das linke Ilium = Darmbein), der rechten Scapula (Schulterblatt), dem rechten Coracoid (Rabenschnabelfortsatz), den beiden Sternalplatten (Sternum = Brustbein), 18 Rippen, 1 Clavicula (Schlüsselbein) und 41 Wirbeln. Das zweite Individuum (CM 94), das in der Skelettmontage verarbeitet wurde, besteht aus dem linken Femur (Oberschenkelknochen), der rechten Tibia und Fibula (Schien- und Wadenbein), dem rechten Fuß, dem Becken, den beiden Schulterblättern und Coracoidae, einer Sternalplatte, einigen Hämapophysen, Rippenfragmenten und 47 Wirbeln (nach Abel 1910 und McIntosh 1981)

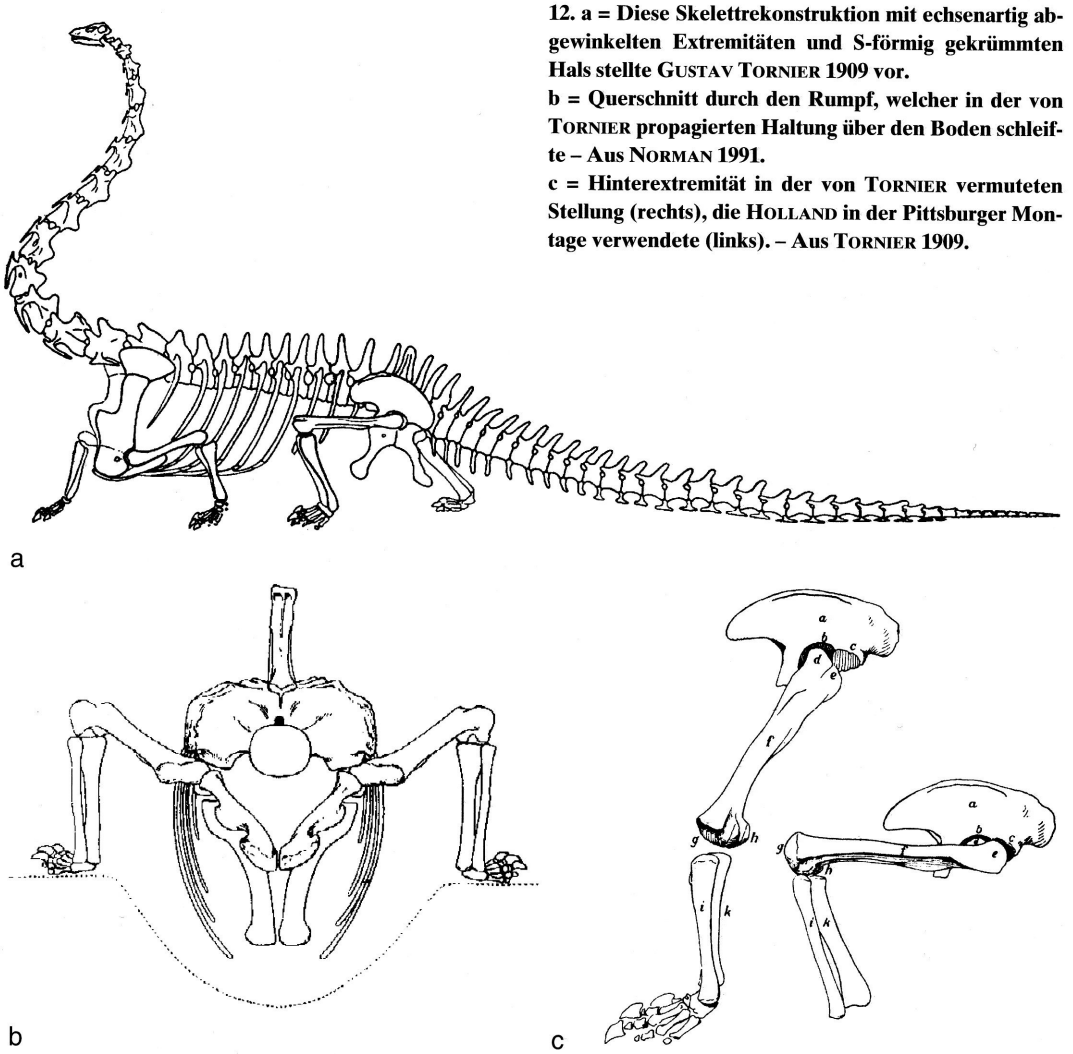
Diplodocus hayi Holland 1924

Der Holotypus von *Diplodocus hayi* basiert auf einem teilerhaltenen Skelett, bestehend aus Schädelresten, 10 Hals-, 5 Rücken- und 33 Schwanzwirbeln, einigen Rippen, Hämapophysen, dem Schultergürtel, den fast vollständigen Vorderextremitäten, dem Becken, dem linken Femur (Oberschenkelknochen), der linken Tibia (Schienbein), den Fibulae (Waden-) und Astragali (Sprungbeinen) sowie Teilen des Fußes. Die Stücke wurden isoliert im Steinbruch A in Red Fork/Wyoming entdeckt und befanden sich zunächst im Besitz des Carnegie Museum of Natural History in Pittsburgh (alte Katalognummer CM 662). Später gelangte das Skelett ans Cleveland Museum of Natural History (alte Katalognummer CMNH 10670) und von dort aus nach Houston in das Houston Museum of Natural History, wo es als Montage ausgestellt ist (McIntosh 1981). Vermutlich handelt es sich hier um ein einzelnes Individuum, da keine vergleichbaren Reste an der Fundstelle entdeckt worden sind (McIntosh 1990 b). Die Art wurde von Holland 1924

aufgestellt, der einige Unterschiede im Schädel zu *Diplodocus longus* (CM 11161) feststellte. Diese Merkmale sind im wesentlichen: die Lage und Ausrichtung des Parasphenoids (großer unpaarer Deckknochen der unteren Schädelbasis, der den hinteren Teil des Mundhöhlendaches bildet) und die kürzeren Basipterygoid-Fortsätze (abwärts gerichtete Fortsätze des unteren Bereiches der Schädelkapsel). McINTOSH (1990) erwähnt, daß größere Ähnlichkeiten mit *Apatosaurus louisae* als mit *Diplodocus* bestehen, die Halswirbel aber dennoch für die Gattung *Diplodocus* typisch sind. Die Schwanzwirbel sind relativ kürzer und besitzen eine geringere Vertiefung auf der Unterseite als bei *Diplodocus carnegii*.

Diplodocus lacustris MARSH 1884

Die Art *Diplodocus lacustris* basiert auf einem Oberkieferfragment (Maxillare) mit acht Zähnen, wobei heute nur noch die Zähne erhalten sind (YPM 1922). Der Rest wurde zusammen mit dem Typus-Skelett von *Stegosaurus armatus* (YPM 1850) entdeckt und von MARSH (1877) auch zunächst diesem Stück zugeordnet. Die Zähne sind gut erhalten, erlauben aber keine Bestimmung auf Gattungsebene, so daß sie auch zu *Apatosaurus* gehören könnten (McINTOSH 1990 b). Das Stück stammt aus Morrison/Colorado und wurde von ARTHUR LAKES geborgen.



12. a = Diese Skelettrekonstruktion mit echsenartig abgewinkelten Extremitäten und S-förmig gekrümmten Hals stellte GUSTAV TORNIER 1909 vor.
b = Querschnitt durch den Rumpf, welcher in der von TORNIER propagierten Haltung über den Boden schleifte – Aus NORMAN 1991.
c = Hinterextremität in der von TORNIER vermuteten Stellung (rechts), die HOLLAND in der Pittsburger Montage verwendete (links). – Aus TORNIER 1909.

Systematische Stellung von *Diplodocus*

Die Familie der Diplodocidae wurde von MARSH 1884 gegründet. Später erfolgte eine weitere Gliederung in drei Unterfamilien, die Diplodocinae (JANENSCH 1929), die Dicraeosaurinae (JANENSCH 1929) und die Mamenchisaurinae (YOUNG & ZHAO 1972). Als übergeordnete Einheit etablierte BONAPARTE (1986) die Neosauropoda, die die meisten Sauropoden-Gattungen des Oberjura und der Kreide einschließen (Diagnose siehe UPCHURCH (1995).

In den letzten Jahren sind verschiedene Arbeiten zur Systematik der Sauropoden erschienen, in denen die Position der Diplodociden immer wieder differenziert beurteilt wurde (vgl. WILSON & SERENO 1998, Abb. 3–4). Wichtige Arbeiten neueren Datums sind MCINTOSH (1990 a, b), UPCHURCH (1995) und WILSON & SERENO (1998).

Eine gute Definition der Familie Diplodocidae wird von MCINTOSH (1990 a) gegeben. Auf Seite 388 gibt er als Merkmale an: Schädel relativ lang; die Nasenöffnung befindet sich auf der Oberseite des Schädels; Basipterygoid-Fortsätze sind länglich und schlank; Unterkiefer leicht gebaut; Zähne schlank und dübelartig; vordere Schwanzwirbel besitzen procoele Centra (procoel bedeutet, daß die vordere Wirbelendfläche konkav, die hintere konvex ist) und flügelartige Querfortsätze; die mittleren Hämapophysen sind gegabelt; das untere Ende jedes Ischiums (Sitzbeins) ist erweitert, und beide sind Seite an Seite in Kontakt.

Für die von JANENSCH 1929 aufgestellte Unterfamilie der Diplodocinae, in die MCINTOSH (1990 a) neben der Gattung *Diplodocus* die Gattungen *Barosaurus, Apatosaurus, Amphicoelias, Supersaurus, Dystropheus* und *Cetiosauriscus* stellt, sind folgende Merkmale angegeben: 25 Präsakralwirbel (Wirbel, die vor dem Becken sitzen); sehr hohe Dornfortsätze in der Sakralregion (Beckenregion); Vorderbeine kurz; Metatarsalia (Mittelfußknochen) III und IV sind die längsten; kein Calcaneum (Fersenbein, Fußwurzelknochen) vorhanden; ein schmaler Fortsatz ist an der unteren seitlichen Oberfläche des Metatarsale (Mittelfußknochen) I ausgebildet.

Bei UPCHURCH (1995) wird die von JANENSCH (1929) erstellte Unterteilung nicht mehr angewendet. Er stellt daher die Diplodocidea als neue Überfamilie auf, die die Diplodocidae, Dicraeosauridae und die Nemegtosauridae umfaßt. Die Diplodocidae wiederum setzten sich nach seiner Meinung aus den Gattungen *Diplodocus, Apatosaurus, Barosaurus, Supersaurus* und *Seismosaurus* zusammen, die alle aus dem Oberjura Nordamerikas stammen.

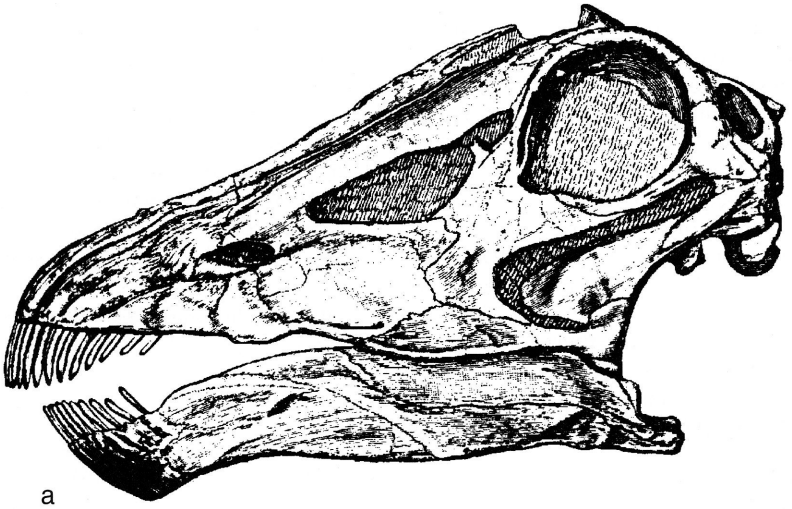
In der letzten umfassenden Analyse von WILSON & SERENO (1998) wird mit den Macronaria eine neue Gruppe vorgestellt, die alle Neosauropoden umfaßt, die näher mit *Saltasaurus* verwandt sind als mit *Diplodocus*, so daß die Diplodocidea (= Diplodocimorpha CALVO & SALGADO 1995) eine eigenständige Einheit bilden, die sich direkt vom Stamm der Neosauropoda abspaltet (Abb. 14). Diese umfaßt die Gattungen *Rayososaurus, Amphicoelias* sowie die Dicraeosauriden und die Diplodociden.

Danksagung

Dr. G. PLODOWSKI (Naturmuseum Senckenberg), der mir die Untersuchung des senckenbergischen *Diplodocus*-Skelettes ermöglichte, danke ich ebenso für hilfreiche Angaben zur Geschichte dieses Exponates; Dr. S. BASZIO (Naturmuseum Senckenberg) danke ich für seine Hilfe bei der Manuskriptbearbeitung, ihm und Frau S. WEBER (Naturmuseum Senckenberg) für die Unterstützung während meiner Aufenthalte in Frankfurt am Main. Herrn I. MICHELIS (Universität Bonn) und Dr. J. S. MCINTOSH (Wesleyan University, Middletown) sei gedankt für die fruchtbaren Diskussionen zur Anatomie und Systematik der Sauropoden. Frau Dr. M. DAWSON (Carnegie Museum, Pittsburgh) danke ich für die zur Verfügung gestellten Fotografien aus dem Carnegie-Museumsarchiv, Herrn T. JURGAHN (Düsseldorf) für die zeitraubende Computerbearbeitung der Abbildungen.

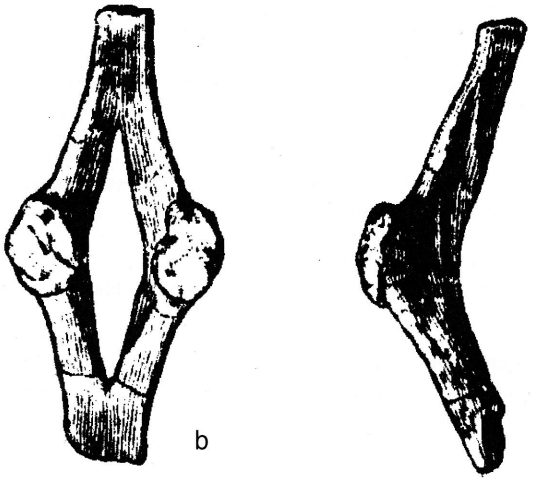
Verfasser: S. SACHS, Queensland Museum, Department of Vertebrate Palaeontology, PO Box 3300, Brisbane (South Brisbane), 4101 Australien. (Später: Norfer Str. 9, D-40221 Düsseldorf).

Schriften: ABEL, O. (1909): Neuere Anschauungen über den Bau und die Lebensweise der Dinosaurier. – Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, **59**, 117–123, Wien. * ABEL, O. (1910): Die Rekonstruktion des *Diplodocus*. – Abh. Zool. Bot. Ges. Wien **5**, Heft 3, 1–60, Wien. * BIRD, R. T. (1985): Bones for Barnum Brown. –Texas Christian Univ. Press. * BONAPARTE, J. F. (1986): The early radiation and phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. – In: PADIAN, K., Hrsg.: The Beginning of the Age of Dinosaurs. – Cambridge Univ. Press, 247–258, Cambridge. * BRINKMAN, W. & SIBER, K. (1993): Dinosaurier im Aathal. – 37 S.; Siber und Siber, Aathal. * BRITT, B. & NAYLOR, N. (1994): An embryonic *Camarasaurus* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic Morrison Formation (Dry Mesa Quarry, Colorado). – In: CARPENTER, K., HIRSCH, K. F. & HORNER, J. R., Hrsg.: Dinosaur eggs and babies. – Cambridge Univ. Press, 288–297; Cambridge. * BROWN, B. (1935): Sinclair Dinosaur Expedition, 1934. – Nat. Hist., **36**, 2–15, New York. * CALVO, J. O. & SALGADO, L. (1995): *Rebbachisaurus tessonei*, sp. nov. A new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. – Gaia, Rev. Geoci., Mus. Nacl. Hist. Nat., Lisbon, Portu-



a

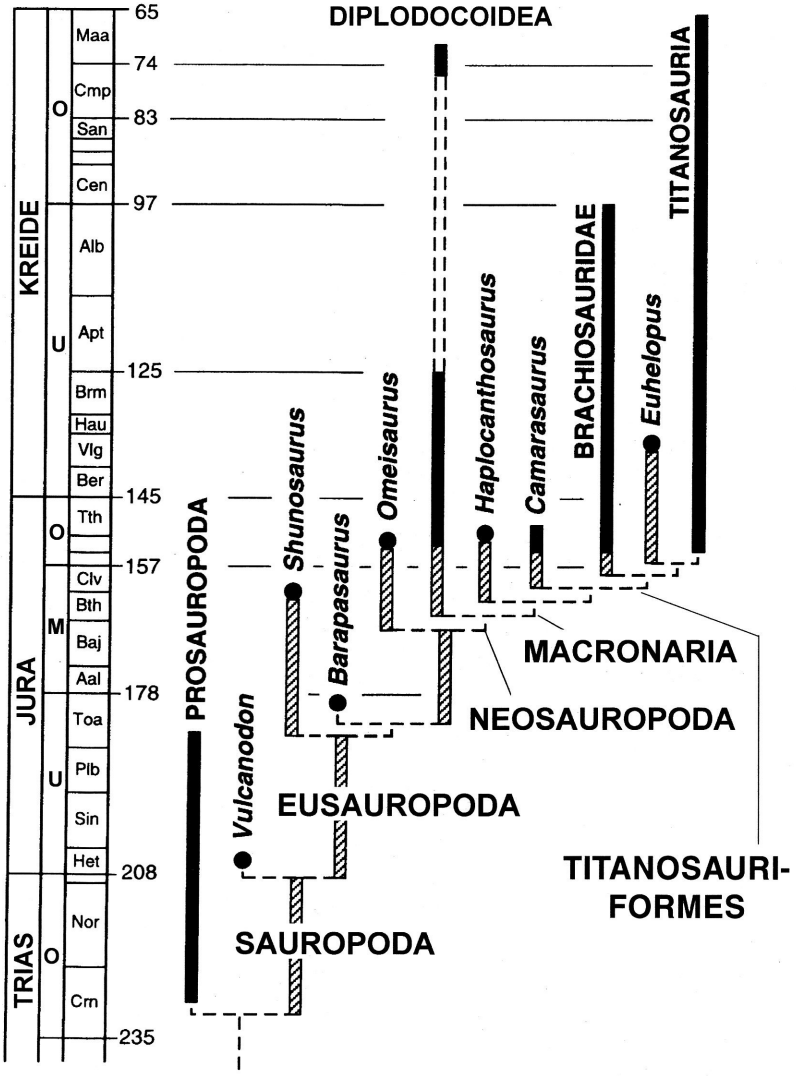
13 a = *Diplodocus longus*, Schädel (USNM 2672) in Seitenansicht. Auffallend sind die stiftartigen Zähne und die weit oben sitzende Augenöffnung. – Aus MARSH 1896. b = *Diplodocus longus*, Hämapophyse des 10. oder 11. Schwanzwirbels, von oben und von der Seite gesehen. Auffallend ist die Gabelung der beiden Äste.



b

gal, **11**, 13–33, Lissabon. * CARPENTER, K. (1994): Baby *Dryosaurus* from the Upper Jurassic Morrison Formation of Dinosaur National Monument. – In: CARPENTER, K., HIRSCH, K. F. & HORNER, J. R., Hrsg.: Dinosaur eggs and babies. – Cambridge Univ. Press, 288–297; Cambridge. * CHURE, D., CARPENTER, K., LITWIN, R., STEVE, H. & EVANOFF, E. (1998): Appendix. The fauna and flora of the Morrison Formation. – In: CARPENTER, K., CHURE, D. J. & KIRKLAND, J. I., Hrsg.: The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study, 2. – Modern Geology, **23** (1–4): 85–110; Amsterdam. * CHURE, D., TURNER, C. & PETERSON, F. (1994): An embryo of *Camptosaurus* from the Morrison Formation (Jurassic, Middle Tithonian) in Dinosaur National Monument. – In: CARPENTER, K., HIRSCH, K. F. & HORNER, J. R., Hrsg.: Dinosaur eggs and babies. – Cambridge Univ. Press, 298–311; Cambridge. * COGGESHALL, A. S. (1951 a): How „Dippy" came to Pittsburgh. – Carnegie Mag., **25**: 238–240; Pittsburgh. * COGGESHALL, A. S. (1951 b): Fossil parade. „Dippy" crashes royalty. – Carnegie Mag., **25**: 276–278; Pittsburgh. * COGGESHALL, A. S. (1951 c): Fossil parade. More about „Dippy". – Carnegie Mag., **25**: 312–315; Pittsburgh. * CURTICE, B. D., STADTMAN, K. L. & CURTICE, L. J. (1996): A reassessment of *Ultrasauros macintoshi* (Jensen, 1985). – In: MORALES, M., Hrsg.: The Continental Jurassic. Museum of Northern Arizona – Bulletin, **60**, Flagstaff. * CZERKAS, S. A. (1992): Discovery of dermal spines reveals a new look for sauropod dinosaurs. – Geology, **20**, 1068–1070. * CZERKAS, S. A. (1994): The history and interpretation of sauropod skin impressions. – Gaia, Rev. Geosci., Mus. Nacl. Hist. Nat., Lisbon, Portugal, **10**: 173–182; Lissabon. * DEMKO, T. M. & PARRISH, J. T. (1998): Paleoclimatic setting of the Upper Jurassic Morrison Formation. – In: CARPENTER, K., CHURE, D. J. & KIRKLAND, J. I., Hrsg.: The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study, 2. – Modern Geology, **23** (1–4): 85–110; Amsterdam. * DODSON, P. (1990): Sauropod paleoecology. – In: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMOLSKA, H., Hrsg.: The Dinosauria. – Univ. California Press, 402–407; Los Angeles. * DODSON, P., BEHRENSMEYER, A. K. & BAKKER. R. T. (1980 a): Taphonomy of the Morrison Formation (Kimmeridgian-Portlandian) and Cloverly Formation (Aptian-Albian) of the western United States. – Mem. Soc. Geol. France, (N.S.) **59** (139): 87–94; Paris. * DODSON, P., BEHRENSMEYER, A. K., BAKKER. R. T. & MCINTOSH, J. S. (1980 b): Taphonomy and paleoecology of the dinosaur beds of the Jurassic Morrison Formation. – Paleobiol., **6**: 208–232. * DREVERMANN, F. (1907): Museumsbericht. IV. Geologisch-paläontologische Sammlung. 12. Allgemeine Geologie. Die Präparation und Montage des *Diplodocus*-Skelettes. – Ber. Senckenb. Naturf. Ges., **38:** 152–154. * DREVERMANN, F. (1910): *Diplodocus* und seine Stellung. – Sitzungsb. Ges. Naturf. Fr., Berlin, **1910** (9), 399–401, Berlin. * DREVERMANN, F. (1911): Aus der Schausammlung: Der *Diplodocus*. – Ber. Senckenb. Naturf. Ges., **42**: 272–282. * EVANOFF, E. & CARPENTER, K. (1998): History, sedimentology, and taphonomy of Felch Quarry 1 and associated sandbodies, Morrison Formation, Garden Park, Colorado. – In: CARPENTER, K., CHURE, D. J. & KIRKLAND, J. I., Hrsg.: The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study, 2. – Modern Geology, **23**: (1–4): 85–110; Amsterdam. * GALTON, P. (1982): Juveniles of the stegosaurian dinosaur *Stegosaurus* from the Upper Jurassic of North America. – J. Vert. Paleont. **2**: 47–62. * GALTON. P. & JENSEN, J. (1979): A new large theropod dinosaur from the Upper Jurassic of Colorado. – Brigham Young Univ. Geol. Stud., **26**: 1–12; Provo. * GILMORE, C. W. (1925): A nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*, a saurischian dinosaur from the Dino-

14. Stammbaum der Sauropoden. Die Diplodocidea (umrandet) gehen vom Stamm der Neosauropoda ab. – Nach WILSON & SERENO 1998.



saur National Mounment. – Mem. Carnegie Mus. **10**, 347–384; Pittsburgh. * GILMORE, C. W. (1932): On a newly mounted skeleton of *Diplodocus* in the United States National Museum. – U.S. Nat. Mus. Proc., **81**, 1–21; Washington D.C. * HAGOOD, A. & WEST, L. (1994): Dinosaur the story behind the story. – KC Publications, 48 S., Las Vegas. * HATCHER, J. B. (1901): *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. – Mem. Carnegie Mus., **1**: 1–63; Pittsburgh. * HATCHER, J. B. (1903): Additional remarks on *Diplodocus*. – Science, **28**, 517–519. * HAY, O. (1908): On the habits and the pose of the sauropodous dinosaurs, especially *Diplodocus*. – Amer. Naturalist, **152**: 672–681. * HAY, O. (1910): On the manner of the locomotion of the dinosaurs, especially *Diplodocus*, with remarks on the origin of birds. – Proc. Wash. Acad. Sci. **12**, 1–25, Washington D.C. * HOLLAND, W. J. (1905 a): The presentation of a reproduction of *Diplodocus carnegii* to the trustees of the British Museum. – Ann. Carnegie Mus., **3**: 443–452; Pittsburgh. * HOLLAND, W. J. (1905 b): The story of the *Diplodocus*. – Westminster Rev., **163**: 683–692. * HOLLAND, W. J. (1906): The osteology of *Diplodocus* Marsh. – Mem. Carnegie Mus., **2**: 225–264; Pittsburgh. * HOLLAND, W. J. (1908): On the habits and the pose of the sauropodous dinosaurs, especially of *Diplodocus*. – Amer. Naturalist, **42**: 672–681. * HOLLAND, W. J. (1910): A review of some recent criticisms of the restorations of sauropod dinosaurs existing in the museums of the United States, with special reference to that of *Diplodocus carnegiei* in the Carnegie Museum. – Amer. Naturalist, **44**: 259–283. * HOLLAND, W. J. (1915): Heads and tails; a few notes relating to the structure of the sauropod dinosaurs. – Ann. Carnegie Mus. **9**, 273–278. * HOLLAND, W. J. (1924): The skull of *Diplodocus*. – Mem. Carnegie Mus., **9**: 379–403; Pittsburgh. * HOLLAND, W. J. (1930): A *Diplodocus* goes to Mexico. – Carnegie Mag., **4** (3): 83–8; Pittsburgh. * JANENSCH, W. (1929): Material und Formengehalt der Sauropoden in der Ausbeute der Tendaguru-Expedition. – Palaeontogr., Suppl. **7**(1), 2(1), 1–34; Stuttgart. * JENSEN, J. (1985): Three new sauropod dinosaurs

from the Upper Jurassic of Colorado. – Great Basin Natural., **45**, 697–709; Provo. * JOUBERT, J. (1908): Les Diplodocus de l'ere secondaire. – Le Révue l'Ánjou, 22 S. * KELLER, T. (1973 a): *Diplodocus* – Fossil und Leiche. – Natur u. Mus., **103** (9), 320–333. * KELLER, T. (1973 b): Dinosaur National Monument. – Der Präparator, **19** (1/2), 1–10; Bochum. * KIRKLAND, J. I., CARPENTER, K., HUNT, A. P. & SCHEETZ, R. D. (1998): Ankylosaur (Dinosauria) specimens from the Upper Jurassic Morrison Formation. – In: CARPENTER, K., CHURE, D. J. & KIRKLAND, J. I., Hrsg.: The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study; 2. – Modern Geology, **23**: (1–4), 85–110; Amsterdam. * KLAUSEWITZ, W. (1999): Eine gewagte Dinosaurierskelett-Montage. – Natur u. Mus., **129** (1): 1–12. * MARSH, O. C. (1877): A new order of extinct Reptilia (Stegosauria), from the Jurassic of the Rocky Mountains. – Amer. J. Sci. **3**, 14, 513–514; New Haven. * MARSH, O. C. (1878): Principle characters of American Jurassic dinosaurs. Part I. – Amer. J. Sci., **16**, Ser. 3, 411–41; New Haven. * MARSH, O. C. (1884): Principle characters of American Jurassic dinosaurs; 7. On the Diplodocidae, a new family of Sauropoda. – Amer. J. Sci., **27**, ser. 3: 161–167; New Haven. * MARSH, O. C. (1896): Dinosaurs of North America. – Sixteenth Ann. Rept., U.S. Geol. Surv., Pt. I, 133–244; Washington D.C. * MCGINNIS, H. (1982): Carnegie's Dinosaurs. – Publ. Carneg. Mus., 119 S.; Pittsburgh. * MCINTOSH, J. S. (1981): Annotated catalogue of the dinosaurs (Reptilia, Archosauria) in the collection of the Carnegie Museum of Natural History. – Carnegie Mus. Nat. Hist. Bull., **18**, 1–67; Pittsburgh. * MCINTOSH, J. S. (1990 a): Sauropoda. – In: WEISHAMPEL, D B., DODSON, P. & OSMOLSKA, H., Hrsg.: The Dinosauria. – Univ. California Press, 345–401; Los Angeles. * MCINTOSH, J. S. (1990 b): Species determination in sauropod dinosaurs with tentative suggestions for their classification. – In: CARPENTER, K. & CURRIE, P., Hrsg.: Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives, Cambridge Univ. Press, 53–71; Cambridge. * MCINTOSH, J. S. & BERMAN, D. (1975): Description of the palate and lower jaw of the sauropod dinosaur *Diplodocus* (Reptilia: Saurischia) with remarks on the nature of the skull of *Apatosaurus*. – J. Paleont., **49**, 187–199; Tuscon. * MCINTOSH, J. S. & CARPENTER, K. (1998): The Holotype of *Diplodocus longus*, with comments on other Specimens of the Genus. – In: CARPENTER, K., CHURE, D. J. & KIRKLAND, J. I., Hrsg.: The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study; 2 – Modern Geology, **23** (1–4): 85–110; Amsterdam. * MILLER, W., BAER, J. L., STADTMAN, K. L. & BRITT, B. (1991): The Dry Mesa Dinosaur Quarry, Mesa County, Colorado. – In: Guidebook for Dinosaur Quarries and Tracksites Tour: Western Colorado and Eastern Utah, Grand Junction Geol. Soc., 31–46, Grand Junction. * MOOK, C. C. (1916): A study of the Morrison Formation. – Ann. N.Y. Acad. Sci., **17**, 39–191, New York. * MYHRVOLD, N. P. & CURRIE, P. J. (1997): Supersonic sauropods? Tail dynamics in the diplodocids. – Paleobiol., **23**: 393–409. * NORELL, M., GAFFNEY, E. S. & DINGUS, L. (1995): Discovering Dinosaurs. – 204 S.; Alfred A. Knopf Publishers, New York. * NORMAN, D. (1991): Dinosaurier. – München (Bertelsmann), 192 S. * OSBORN, H. F. (1899 a): A skeleton of Diplodocus. – Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. **1**, 191–214, New York. * OSBORN, H. F. (1899 b): A skeleton of *Diplodocus* recently mounted in the American Museum. – Science, (**2**) X, 870–874. * OSBORN, H. F. (1904): Manus, Sacrum and Caudals of Sauropoda. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **20**: 181–190; New York. * OSTROM, J. & MCINTOSH, J. S. (1966): Marsh's Dinosaurs: the Collections from Como Bluff. – Yale Univ. Press, 388 S.; New Haven. * SCHÄFER, W. (1980): Fossilien – Bilder und Gedanken zur paläontologischen Wissenschaft. – Senckenb.-Buch, **58**, 244 S., W. Kramer, Frankfurt am Main. * STREMME , H. (1909): Wie ist *Diplodocus* richtig aufzustellen? – Naturwiss. Wochenschr., **24:** 769–799. * STREMME, H. (1910): Abels Neurekonstruktion des *Diplodocus*. – Naturwiss. Wochenschr., **25**, 545–550. * STRUNZ, C. (1936): Unsere Donner-Echse (*Diplodocus*) in neuer Haltung. – Natur u. Volk, **66**: 371-379. * TORNIER, G. (1909 a): Wie war *Diplodocus carnegii* wirklich gebaut? – Sitz. – Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin, **1909**: 193–209; Berlin. * TORNIER, G. (1909 b): Ernstes und Lustiges aus Kritiken über meine *Diplodocus*-Arbeit. – Sitz. – Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin, **1909**, 198–209, Berlin. * TORNIER, G. (1909 c): War der *Diplodocus* elephantenfüßig? – Sitz. – Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin, **1909**: 536–577; Berlin. * TORNIER, G. (1910 a): Über und gegen neue *Diplodocus*-Arbeiten. – Zeit. deutsch. geol. Ges., **62**: 536–576; Berlin. * TORNIER, G. (1910 b): Die richtige Aufstellung der Rieseneidechse *Diplodocus carnegii* und ihrer Verwandten. – Naturwiss. Wochenschr., **25**, S. 204. * TORNIER, G. (1910 c): Bemerkungen zu dem vorherigen Artikel „*Diplodocus* und seine Stellung usw. von Fr. Drevermann." – Sitz. – Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin, **1910**: 402–406; Berlin. * UPCHURCH, P. (1995): Evolutionary history of sauropod dinosaurs. – Phil. Trans. Royal Soc. London, B **349**: 365–390; London. * WEST, L. & CHURE, D. (1984): Dinosaur – The Dinosaur National Monument Quarry. – Dinos. Nat. Ass., 40 S.; Jensen. * WILLISTON, S. W. (1915): The first discovery of dinosaurs in the West. – In: MATTHEW, W. D., Dinosaurs. Amer. Mus. Nat. Hist. Handbook, **5**: 124–131; New York. * WILSON, J. A., MARTINEZ, R. N. & ALCOBER, O. (1999): Distal tail segment of a titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. – J. Vert. Paleont., **19** (3): 591–594. * WILSON, J. A. & SERENO, P. C. (1998): Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. – J. Vert. Paleont., Suppl. zu **18**: 1–68. * YOUNG, C. C. & ZHAO, X.-J. (1972): [*Mamenchisaurus hochuanensis* sp. nov.]. – Inst. Vert. Pal. Paleoant. Monogr. **A 8**, 1–30, Beijing.

Im Text verwendete Abkürzungen

AMNH= American Museum of Natural History, New York; BYUVP = Brigham Young University, Department of Vertebrate Paleontology; CM = Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh; CMNH = Cleveland Museum of Natural History, Cleveland; DINO = Dinosaur National Monument, Vernal; DMNH = Denver Museum of Natural History, Denver; SMF = Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main; USNM = United States National Museum of Natural History (Smithsonian Institute), Washington D.C.; YPM = Yale Peabody Museum, New Haven