

Ein neuer Pterosaurier mit Mosaikmerkmalen basaler und pterodactyloider Pterosauria aus dem Ober-Kimmeridgium von Painten (Oberpfalz, Deutschland)

Archaeopteryx 31: 1-13; Eichstätt 2013

Zusammenfassung

Ein neuer Pterosaurier aus dem Ober-Kimmeridgium des Solnhofen Archipels (Painten Formation, Ulmense Subzone) von Painten in der Südlichen Franconien, Bayern, belegt den letzten Schritt in einer graduellen Evolution von der basalen zur pterodactyloiden Pterosaurierkonstruktion. Das Skelett des „Paintner Pro-Pterodactyloiden“ ist vollständig erhalten und artikuliert. Der lange Schädel ist typisch pterodactyloid mit einem großen Nasoantorbitalfenster. Die Halswirbelsäule gelenkt von unten mit dem Schädel, die Schwanzwirbelsäule ist relativ kurz im Verhältnis zum Rumpf und das gerundet dreieckige Metatarsale V ist kaum mehr gegen den Rest des Metatarsus beweglich. Diese drei Merkmale kennzeichnen u. a. die Pterodactyloidea. Die aus zwei Phalangengliedern bestehende krallenlose fünfte Zehe und eine durch fadenförmige Gelenkfortsätze und Hämapophysen stabilisierte Schwanzwirbelsäule sind typische Merkmale basaler Pterosauria und auch bei den Wukongopteridae im Vergleich zu den basalen Pterosauria unverändert. Das Metacarpale IV (Mittelhand) ist im Vergleich zu basalen Pterosauria deutlich verlängert. Das Verhältnis von Humerus zu Metacarpale IV liegt zwischen den Längenverhältnissen basaler non-pterodactyloider Pterosauria und der Pterodactyloidea. Die Halswirbelsäule ist, ähnlich wie bei den Wukongopteridae, im Verhältnis zum Rumpf geringfügig verlängert und kürzer als bei den Pterodactyloidea aber länger als bei den basalen Pterosauria. Der Schädel des Paintner Pro-Pterodactyloiden ist bezüglich seiner Bezahnung ursprünglicher als derjenige der Wukongopteridae. Dies belegt, dass der pterodactyloide Schädeltyp unabhängig von der Evolution des pterodactyloiden Flugapparates entstanden ist. Der Paintner Pro-Pterodactyloide zeigt den Weg zur Pterodactyloidea-Konstruktion, der durch die Reduktion des fünften Fußstrahls bei gleichzeitiger Reduktion des Schwanzes und die Verlängerung des Metacarpus bezüglich der Humeruslänge über die 70 %-Grenze hinaus charakterisiert ist.

A new pterosaur with mosaic characters of basal and pterodactyloid pterosauria from the Upper Kimmeridgian of Painten (Upper Palatinate, Germany)

Extended abstract

Recent discoveries of anatomically aberrant pterosaurs from the Middle-Late Jurassic boundary in northeast China bridge a morphological gap between basal pterosaurs and Pterodactyloidea and have greatly improved our understanding of the evolution of pterosaurs. These fascinating new pterosaurs have been referred to the family Wukongopteridae. Here we report on a remarkably well preserved skeleton of a new pterosaur from Late Jurassic lithographic limestones near the market town of Painten in the Southern Franconian Alb of Bavaria, Germany. The specimen comes from the Latest Kimmeridgian of the Solnhofen Archipelago (Painten Formation, Ulmense Subzone) and was discovered during scientific excavations by a private research institute in 2011. Documentation of the stratigraphic horizon, the collection of the specimen and its preparation were conducted to a high professional standard. Therefore, artificial inserts and other artefacts due to preparation can be positively excluded. For reasons of nomenclatural etiquette no scientific name is assigned to the specimen described here. We refer to the specimen colloquially as the “Painten pro-pterodactyloid”.

The new specimen provides evidence of a late stage of a gradual evolution from the basal pterosaur construction (the so-called ‘rhamphorhynchoid’ grade) to a pterodactyloid one. The skeleton is complete and fully articulated. The elongate skull has typical pterodactyloid fenestration with a large nasoantorbital fenestra. The vertebral column articulates with the basicranium from ventrally, the caudal part of the vertebral column is short with respect to the trunk, and the fifth metatarsal is short, triangular and barely mobile, all features characteristic of Pterodactyloidea. The clawless fifth toe that consists of two elongated phalanges and the elongate caudal vertebral column bearing needle-like articular processes and hemapophyses are typical of basal Pterosauria and Wukongopteridae. Metacarpal IV of the Painten pro-pterodactyloid is long when compared with that of all basal Pterosauria and Wukongopteridae. The ratio between humerus and metacarpal IV is intermediate between that of non-pterodactyloid and pterodactyloid pterosaurs. Si-

milar to Wukongopteridae the cervical portion of the vertebral column of the Painten pro-pterodactyloid is slightly elongate with respect to the trunk and intermediate between that of the non-pterodactyloid and pterodactyloid pterosaurs. With respect to its dentition the skull of the Painten pro-pterodactyloid more resembles rhamphorhynchines compared to the Wukongopteridae. Probably the pterodactyloid skull construction evolved independently of the pterodactyloid flight apparatus. The Painten pro-pterodactyloid demonstrates the evolutionary pathway towards a pterodactyloid flight configuration, which is characterized by the reduction of the fifth pedal ray, shortening of the tail and the elongation of metacarpal IV with respect to the humerus to more than 70% of the length of the latter.

1. Einleitung

Seit dem Bekanntwerden ihrer ersten Fossilien zählen die Pterosaurier aus den Plattenkalken der Südlichen Frankenalb (COLLINI 1784, CUVIER 1809) zu den bei Sammlern und Museen begehrtesten Fossilien. Die fremdartig anmutenden fliegenden Reptilien aus den Steinbrüchen bei Solnhofen, Eichstätt, Daiting, Painten oder Kelheim gehören heute zu den wertvollsten Vorzeigestücken der Naturkundemuseen in aller Welt. Inzwischen zählen die Pterosauria zu den am besten erforschten ausgestorbenen Reptilien der Erdgeschichte (siehe BUFFETAUT & MAZIN 2003, UNWIN 2003, 2006 und WELLNHOFER 1993). Die erstaunlich umfangreiche ältere Literatur zu dieser Tiergruppe bis etwa 1993 ist in WELLNHOFER (1993) dargestellt. Eine ausführliche Geschichte der Pterosaurierforschung findet sich in WELLNHOFER (2008). Den aktuellen Forschungsstand unter Einbeziehung vieler bedeutender Neufunde aus aller Welt, insbesondere auch aus China, fasst WITTON (2013) zusammen. Trotz vieler hundert vorzüglich erhaltener Pterosaurierfunde, die in den letzten zweieinhalb Jahrhunderten aus den Plattenkalksteinbrüchen der Südlichen Frankenalb bekannt wurden, gibt es immer wieder Überraschungen, mit denen niemand gerechnet hätte. Der hier in Kap. 4. bis 5. vorgestellte Neufund aus Painten ist dafür ein herausragendes Beispiel.

2. Fundort, Fundschicht und Fundgeschichte des neuen Pterosauriers

Im Plattenkalksteinbruch nördlich von Painten werden von der Firma RYGOL seit 1946 Oberjura-Plattenkalk abgebaut. Seit 2001 werden in Absprache mit der Betriebsleitung und Dr. WOLFGANG RYGOL durch ein Team professioneller Fossilienausgräber unter der Aufsicht des Diplomgeologen WOLFGANG HÄCKEL wissenschaftliche Grabungen durchgeführt. Die Leitung und Betreuung der Grabungstätigkeit hat ein privates Forschungsinstitut unter der Leitung von BIRGIT ALBERSDÖRFER.



Abb. 1: Grabungsfläche und Abbauhütten des Albersdörfer-Teams in den Schichtenfolgen des obersten Kimmeridgiums im Steinbruch von Painten.

Fig. 1: Excavation area with shelters of the Albersdörfer digging-team in Painten quarry (Latest Kimmeridgian).

Die Paintner Plattenkalken entstanden ebenso wie die Plattenkalken von Solnhofen und Eichstätt zur Zeit des Oberen Jura vor etwa 150 Millionen Jahren als Kalkschlammablagerungen im Bereich einer untermeerischen Wanne im Jurameer (MEYER et al. 1994, MEYER & SCHMIDT-KALER 1983, 1993). Die Paintner Plattenkalkwanne war von Mikroben-Schwammriffen und Korallenriffen sowie von Karbonatsand-Riegeln umsäumt und hatte einen Durchmesser von etwa 15 km. Die Plattenkalkfolgen der oberen Steinbruchsohlen zählen zur Painten-Formation und entsprechen altersmäßig in etwa den Eichstätt und Solnhofener Vorkommen (Unteres Tithonium). Die Schichtenfolgen im Bereich der unteren Steinbruchsohle, in denen die wissenschaftlichen Grabungen durchgeführt werden (Abb. 1), sind einige Hunderttausend Jahre älter und können aufgrund der Ammonitenfunde der Ulmense-Subzone des Obersten Kimmeridgiums zugeordnet werden (SCHWEIGERT 2007). Sie sind damit vom Alter her in etwa den Plattenkalken von Schamhaupten vergleichbar (siehe VIOHL & ZAPP 2006). Allerdings unterscheiden sie sich von diesen u. a. in ihrer Gesteinsbeschaffenheit.

Im Verlauf der bisher zwölfjährigen Grabungstätigkeiten kam eine beeindruckende Anzahl von Fossilien in einer unerwartet hohen Artenvielfalt und häufig hervorragenden Erhaltung zutage. Neben zahllosen Pflanzenresten, Ammoniten, Tintenfischen und Stachelhäutern, darunter vorzüglich erhaltenen Seeigeln, wurden auch viele Krebse und insbesondere zahlreiche Fischtaxa einschließlich mehrerer seltener Quastenflosser gefunden. Ganz außergewöhnlich sind die vielen Reptilienfunde, die sonst in den Plattenkalken der

Südlichen Frankenalb Raritäten sind. Dazu zählen Flugsaurier mehrerer Gattungen, einige Schildkröten, Brückenechsen, Fischesaurier, kleinwüchsige Landkrokodile und große Meereskrokodile von bis über vier Metern Länge sowie der juvenile Dinosaurier *Sciurumimus* (RAUHUT et al. 2012, TISCHLINGER 2013).

Im April 2011 wurden durch Herrn STEFAN HAHN, einen erfahrenen Mitarbeiter des Grabungsteams, beim Abräumen von während des Winters aufgefrorenen brüchigen Gesteinsschichten, einige Reste eines Pterosauriers entdeckt. Nach gezielter Nachsuche wurde das gesamte, stark zerbrochene Gesteinspaket mit den Flugsaurierresten geborgen. Der Fund lag sodann zwar in mehreren Einzelteilen vor, aber mit Ausnahme eines kleinen proximalen Abschnittes des rechten Unterarmknochens gingen durch die Brüche keine Skelettelemente verloren. Die äußerst zeitaufwändige und schwierige Präparation des Fossils erfolgte sachkundig und akribisch durch den Grabungsleiter Dipl.-Geol. WOLFGANG HÄCKEL und den Präparator STEFAN SELZER. Die Präparationsarbeiten wurden genau dokumentiert. Ergänzungen oder irgendwelche anderen präparatorischen Verfälschungen sind definitiv auszuschließen, was auch durch die von H. T. durchgeführten UV-Untersuchungen bestätigt wird. Eigentümerin des Stückes ist Frau BIRGIT ALBERSDÖRFER.

3. Basale Pterosauria, Pterodactyloidea und Mosaik-Pterosaurier

3. 1. Basale Pterosauria („Rhamphorhynchoidea“)

Nach früherer Auffassung (siehe WELLNHOFER 1970, 1975, 1993) wurden zwei Großgruppen von Pterosauriern unterschieden: Die Rhamphorhynchoidea mit zumeist langschwänzigen Formen und die durchweg kurzschwänzigen Pterodactyloidea. Bei der ersteren Großgruppe handelt es sich um mehrere basale Pterosaurierlinien, deren Ursprünge und verwandtschaftliche Beziehungen bis heute unklar sind. Diese uneinheitliche Gruppe der „Rhamphorhynchoidea“ wird daher heute unter der Bezeichnung „basale Pterosauria“ oder „non-pterodactyloide Pterosauria“ zusammengefasst. Im Gegensatz dazu gelten die Pterodactyloidea als monophyletisch, gehen also sehr wahrscheinlich auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück (UNWIN 2006).

Zu den basalen Pterosauria aus den Plattenkalken der Südlichen Frankenalb gehören die Rhamphorhynchidae mit der sehr seltenen Gattung *Scaphognathus* und der im Vergleich dazu sehr häufigen Gattung *Rhamphorhynchus* (Abb. 2A). Kennzeichnende Merkmale sind unter anderem eine Schwanzwirbelsäule, welche die Länge der Rumpfwirbelsäule zumeist fast um das Doppelte übertrifft sowie Mittelhandknochen (Metacarpalia), die kürzer sind als die halbe Unterarmlänge

(WELLNHOFER 1975, 1993) bzw. weniger als 70% der Humeruslänge besitzen (LÜ et al. 2010). Das erste Glied (Phalanx) der fünften Zehe ist länger als dasjenige der anderen Zehen. Die lange Endphalanx der fünften Zehe ist Pfriem-förmig ausgezogen und krallenlos. Zudem ist sie in sich leicht nach medial gekrümmt. Die Endphalanx ist nach medial gegen die erste Phalanx abgewinkelt. Die fünfte Zehe wurde gegen den Rest des Fußes abgespreizt getragen und besaß daher eine größere Bewegungsfreiheit als die anderen Zehen (WELLNHOFER 1975). Die Halswirbelsäule besteht aus kurzen, massiven Wirbeln, die kaum länger als hoch sind und nadel-förmige Halsrippen tragen, die etwa so lang sind wie die Wirbelkörper. Die Halswirbelsäule der basalen Pterosaurier ist stets kürzer als die Rumpfwirbelsäule und gelenkt von caudal her mit dem Schädel. Kopf und Hals liegen dabei fast in einer Linie. Der langgestreckte Schädel besitzt ein Fanggebiss aus nach vorne gerichteten, spitzen und nach caudal gebogenen Zähnen, die meist weit auseinander stehen und bei geschlossenen Kiefern zwischen einander greifen. Die Voraugenöffnung (Antorbitalfenster) ist bei den basalen Pterosauria durch eine Knochenbrücke von der rostral davon liegenden äußeren Nasenöffnung getrennt. Die aus bis zu 40 Wirbeln gebildete Schwanzwirbelsäule besteht aus in Richtung Schwanzende zunehmend länger werdenden zylindrischen Wirbelkörpern, die durch stark verlängerte, nadel- oder fadenförmige Knochenfortsätze (Hämaphysen und Zygapophysen) miteinander verzahnt sind und so die Schwanzwirbelsäule versteifen (WELLNHOFER 1975). Nur die basalen 8 bis 12 Schwanzwirbel sind im Bereich der Schwanzflughaut (Uropatagium) gegeneinander beweglich. Die Anurognathidae, eine weitere Gruppe basaler Pterosauria, ist in den Plattenkalken mit der äußerst seltenen Gattung *Anurognathus* (Abb. 2B) vertreten und weist die meisten der oben beschriebenen Merkmale auf, besitzt jedoch eine Schwanzwirbelsäule, die kürzer ist als die Wirbelsäule des Rumpfes (BENNETT 2007).

3. 2. Pterodactyloidea

Bei den Pterodactyloidea besteht die Schwanzwirbelsäule aus kurzen, zylindrischen bis scheibenförmigen Wirbeln. Bei *Pterodactylus* (Abb. 2C) sind es maximal 16 (WELLNHOFER 1970). Die Schwanzwirbel haben keine Hämälbögen und nur die basalen tragen kurze, gerundete Zygapophysen. Lediglich bei *Pterodaustro* sind Andeutungen einer dorsalen Verklammerung der Schwanzwirbel feststellbar (CODORNIÚ 2005). Die Schwanzwirbel der Pterodactyloidea sind also in der Regel nur lose miteinander verbunden. Bedingt durch die stark verlängerten mittleren fünf bis sechs Halswirbel ist der Hals der Pterodactyloidea wesentlich länger im Verhältnis zum Rumpf als bei den basalen Pterosauria. Selbst bei den kurzhalsigen Ornithocheiriden aus



Abb. 2: Basale Pterosauria (A und B) und Pterodactyloidea (C) aus dem Solnhofener Plattenkalk von Eichstätt:

A) *Rhamphorhynchus muensteri*, Jura-Museum Eichstätt, JME-SOS4009;
 B) *Anurognathus ammoni*, Slg. Dieter Kümpel, Wuppertal;
 C) *Pterodactylus kochi*, Naturhistorisches Museum Wien, NHMW 1975/1756. 1) Humerus (Oberarm), 2) Radius/Ulna (Unterarm), 3) Metacarpus (Mittelhand), 4) Schwanzwirbelsäule, 5) fünfte Zehe.

Fig. 2: Basal pterosaurs (A und B) and Pterodactyloidea (C) from the Solnhofen Limestone from Eichstätt:

A) *Rhamphorhynchus muensteri*, Jura-Museum Eichstätt, JME-SOS4009;
 B) *Anurognathus ammoni*, col. Dieter Kümpel, Wuppertal;
 C) *Pterodactylus kochi*, Natural History Museum Vienna, NHMW 1975/1756. 1) humerus, 2) radius/ulna, 3) metacarpus, 4) tail, 5) fifth toe.

der Kreidezeit sind die Körper der mittleren Halswirbel mindestens doppelt so lang wie hoch. Die Halswirbelsäule trägt den oft mehr als körperlangen Schädel

von ventral. Als weiteres Unterscheidungsmerkmal zu den basalen Pterosauria fehlt bei den Pterodactyloidea im Schädel die Knochenbrücke zwischen Antorbital-

fenster und Nasenöffnung. Stattdessen bilden die beiden miteinander verschmolzenen Schädelöffnungen ein großes Nasoantorbitalfenster. Im Verhältnis zum Rumpf sind die Hinterextremitäten der meisten Pterodactyloidea länger als bei den basalen Pterosauria. Der Metacarpus erreicht bei den Pterodactyloidea mehr als die halbe Unterarmlänge, bisweilen sogar mehr als die zweifache Unterarmlänge (WELLNHOFER 1970, 1993), außerdem fehlt den im Querschnitt gerundet dreieckigen Flugfingergliedern der Pterodactyloidea die bei den basalen Pterosauria vorhandene Längsfurche auf der Ventralfläche. Das Fußskelett der Pterodactyloidea besitzt zwar auch fünf Zehen, aber das Metatarsale (Mittelfußknochen) des fünften Fußstrahls ist auf ein kleines, im Umriss dreieckiges Knöchelchen reduziert und die fünfte Zehe besteht aus einer einzigen, winzigen Phalanx. Die Zähne der Pterodactyloidea stehen, von einigen Ausnahmen abgesehen, in dichten Reihen, sind meist gleichförmig gebaut und sind zumeist lotrecht zu den Kieferrändern ausgerichtet. Nach außen gerichtete Zähne finden sich überwiegend bei den Filtrierern und den Ornithocheiriden. Bei einigen pterodactyloiden Pterosauriern (und nur bei diesen, niemals aber bei den basalen Pterosauria) gibt es zahnlose Schnäbel.

3.3. Mosaik-Pterosaurier

Vor wenigen Jahren wurden aus der oberjurassischen Tiaojishan-Formation (unterstes Oxfordium nach LIU et al. 2012) der Provinz Liaoning in Nordostchina mit *Darwinopterus* (Abb. 3), *Wukongopterus* und *Kunpengopterus* Pterosaurierfunde beschrieben, die nach Auffassung der Bearbeiter Übergangsformen zwischen den basalen Pterosauria und den Pterodactyloidea repräsentieren (LÜ et al. 2010, UNWIN et al. 2009, UNWIN & LÜ 2013, WANG et al. 2009, 2010). Diese Wukongopteridae weisen Mosaikmerkmale in Form einer Kombination von basalen und pterodactyloiden Merkmalen auf. Zu den basalen Merkmalen zählen die lange, mit Knochenspangen verklammerte Schwanzwirbelsäule, die fünfte Zehe mit zwei verlängerten Phalangen, das stabförmige, gegen den übrigen Mittelfuß (Metatarsus) abspreizbare Metatarsale V, im Verhältnis zum Unterarm und Oberarm kurze Mittelhandknochen und die Längenverhältnisse der Hinterextremitäten und der Flugarmphalangen (LÜ et al. 2010, UNWIN et al. 2009, UNWIN & LÜ 2013, WANG et al. 2009, 2010). Die mittleren Halswirbel sind länger als hoch und tragen keine Halsrippen. Die Halswirbelsäule ist also in Relation zum Rumpf länger als bei den basalen Pterosauria, aber nicht so lang wie bei den Pterodactyloidea. Der Schädel hat mehr als die eineinhalbfache Länge der Rumpfwirbelsäule und ist damit deutlich länger als bei allen bekannten basalen Pterosauria. Er zeigt typische pterodactyloide Merkmale (UNWIN & LÜ 2013), darun-



Abb. 3: *Darwinopterus modularis*, Tiaojishan-Formation, unterstes Oxfordium aus Linglonta, Liaoning, China. Exemplar YH-2000, Yishou Museum, Yixian, China.

Fig. 3: *Darwinopterus modularis*, Tiaojishan Formation, lowermost Oxfordian from Linglonta, Liaoning, China. YH-2000, Yishou Museum, Yixian, China.

ter vor allem ein großes Nasoantorbitalfenster und ein an ursprüngliche Pterodactyloidea wie *Pterodactylus* und *Germanodactylus* erinnerndes Bezahnungsmuster aus etwa gleichgroßen kegelförmigen Zähnen. LÜ et al. (2010) und UNWIN et al. (2009) stellten das neue Taxon Monofenestrata auf, das sowohl die Wukongopteridae als auch die Pterodactyloidea einschließt. WANG et al. (2009, 2010) platzierten die Wukongopteridae dagegen als basale Gruppe innerhalb der non-pterodactyloiden Pterosauria. Außerdem sind aus dieser Gruppe der Wukongopteridae weitere, allerdings sehr unvollständig erhaltene Funde aus mittel-oberjurazeitlichen Schichtenfolgen aus Großbritannien bekannt geworden (ANDRES et al. 2011, MARTILL & ETCHES 2013,



Abb. 4: Der neue Paintner Pro-Pterodactyloide, aufgenommen bei Normallicht.

Fig. 4: The new Painten pro-pterodactyloid photographed under normal light.

Abb. 5: Der neue Paintner Pro-Pterodactyloide, aufgenommen unter ultraviolettem Licht (UV A, 365 Nanometer, selektive Filterung).

Fig. 5: The new Painten pro-pterodactyloid photographed under ultraviolet light (UV A, 365 nanometers, selective filtering).



STEEL 2010). Weitere Funde von Mosaik-Pterosauriern in Form isolierter Knochenreste stammen aus dem Mitteljura Argentiniens (RAUHUT & LÓPEZ-ARBARELLO 2008, CODORNIÚ et al. 2010, PAULINA CARABAJAL et al. 2011). 2009 wurde erstmals eine Mosaikform aus den Plattenkalken der Südlichen Frankenalb gefunden, die vorläufig und informal als „Rhamphodactylus“ bezeichnet wurde (RAUHUT 2012). Es handelt sich um ein weitgehend vollständiges aber nur teilweise artikuliertes Skelett aus der Mörsheim-Formation von Mühlheim. Diese Schichtenfolgen lagern über den Plattenkalken der Solnhofen-Formation und sind nach SCHWEIGERT (2007) einige Hunderttausend Jahre jünger. Obwohl nur eine Kurzbeschreibung des Mühlheimer Pterosauriers vorliegt, ist festzustellen, dass der Schädel demjenigen der ursprünglichen Pterodactyloidea wie z. B. der Gattung *Pterodactylus* recht ähnlich ist (RAUHUT 2012). Der kurze Schwanz aus etwa 14 kurzen Wirbeln erinnert ebenfalls an Pterodactyloidea, zeigt aber ein typisches Merkmal basaler Pterosauria, die Verzahnung der Wirbel durch nadelförmig verlängerte Zygapophysen und Hämaphophysen (RAUHUT 2012).

4. Ein neuer Mosaik-Pterosaurier aus Painten

Im Jahr 2011 wurde bei den Grabungen des ALBERSDÖRFER-Teams im Steinbruch von Painten (siehe oben Kap. 2. und Abb. 1) ein neuer Flugsaurierfund geborgen, der, ähnlich wie der „Rhamphodactylus“ aus Mühlheim, eine ganze Reihe von Mosaikmerkmalen aufweist, allerdings in noch wesentlich eindeutigerer Ausprägung. Zwischen den beiden Funden gibt es zwar zahlreiche Gemeinsamkeiten, eine kongenerische oder gar konspezifische Übereinstimmung ist jedoch keineswegs gesichert und auch aufgrund des unterschiedlichen geologischen Alters nicht sehr wahrscheinlich. Da aus formalen Gründen derzeit noch keine wissenschaftliche Namensgebung erfolgen kann, bezeichnen wir den Fund vorläufig als den „Paintner Pro-Pterodactyloiden“. Im Gegensatz zu dem disartikulierten Mühlheimer „Rhamphodactylus“ aus der Mörsheim-Formation des Unteren Tithoniums ist das stratigraphisch wesentlich ältere Paintner Exemplar aus dem Oberen Kimmeridgium vollständig artikuliert und weist stellenweise Weichteilerhaltung auf. Der auf den ersten Blick an einen *Pterodactylus* erinnernde Pterosaurier (Abb. 4 und 5) zeigt eine Merkmalskombination basaler non-pterodactyloider Pterosauria (die früher als „Rhamphorhynchoidea“ bezeichnet wurden) und ursprünglicher Pterodactyloidea. Einige Merkmale sind intermediär, sind also weder für die eine, noch die andere Gruppe typisch. Von der Konstruktion her wäre der Paintner Pro-Pterodactyloide sozusagen der letzte Schritt auf dem langen Weg von einer basalen Pterosaurierkonstruktion zu einer pterodactyloiden.

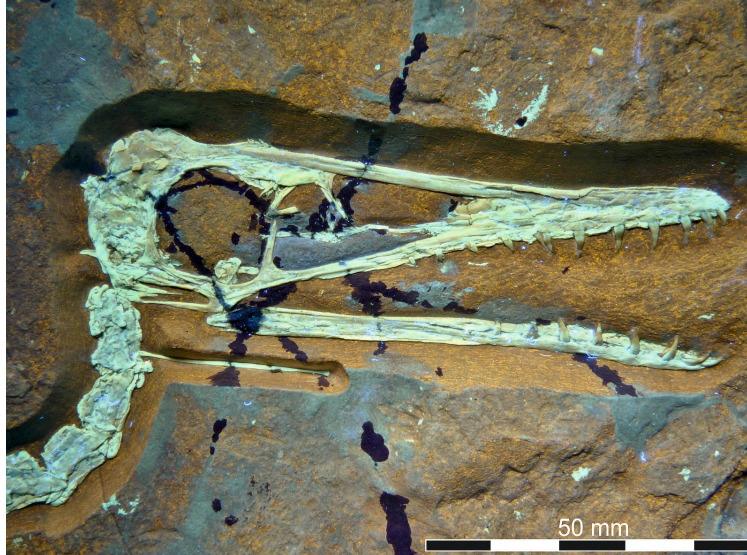


Abb. 6: Schädel des Paintner Pro-Pterodactyloiden unter UV. Der langgestreckte Schädel weist ein großes Nasoantorbitalfenster auf, ein typisches Merkmal der Pterodactyloidea. Bei den dunkelblauen Verfärbungen handelt es sich um Klebefugen.

Fig. 6: Skull of the Paintner pro-pterodactyloid under UV. The long skull shows a large nasoantorbital fenestra, a character typical of pterodactyloids. The dark bluish stains represent glued cracks.

Der Schädel (Abb. 6) ist 93,4 mm lang und ähnelt den Schädeln ursprünglicher Pterodactyloidea wie *Pterodactylus* oder *Germanodactylus*. Antorbitalfenster und Nasenöffnung sind, wie bei den Pterodactyloidea, miteinander verschmolzen und bilden ein großes Nasoantorbitalfenster. Die spitzkegeligen langen Zähne stehen bei dem Paintner Pro-Pterodactyloiden, ähnlich wie bei den meisten basalen Pterosauria (z. B. bei *Rhamphorhynchus*), weit auseinander und sind im vorderen Kieferabschnitt nach seitlich außen gerichtet. Eine ähnliche Zahnkonfiguration findet sich ansonsten nur noch bei den kreidezeitlichen Ornithocheyriden. Im Oberkiefer befinden sich elf Zähne pro Kieferast zuzüglich zweier Ersatzzähne, im Unterkiefer (Abb. 7) neun Zähne sowie drei Ersatzzähne.

Abb. 7: Rostraler Unterkieferbereich des Paintner Pro-Pterodactyloiden im Normallicht. Die rostralen Zähne sind nach rostral gerichtet, ein Ersatzzahn ist zu erkennen.

Fig. 7: Rostral part of the mandible in normal light. The rostral teeth are pointing rostrally, one replacement tooth is visible



Die Halswirbelsäule gelenkt von unten mit dem Schädel wie bei den Pterodactyloidea und bei *Darwinopterus*. Die Gesamtlänge der Halswirbelsäule beträgt etwa 55 mm und ist in Relation zum Rumpf deutlich kürzer als bei den Pterodactyloidea (siehe Abb. 8). Die mittleren Cervicalwirbel sind 10 bis 11 mm lang bei einer Breite von 6 bis 8 mm, was einem Längen/Breiten-Verhältnis von etwa 5:3,5 entspricht. Im Gegensatz dazu ist bei *Darwinopterus* der Hals durch Verlängerung der Halswirbel 3 bis 7 beträchtlich länger und zeigt mit einem Längen/Breiten-Verhältnis von etwa 2:1 pterodactyloide Verhältnisse (Lü et al. 2010).

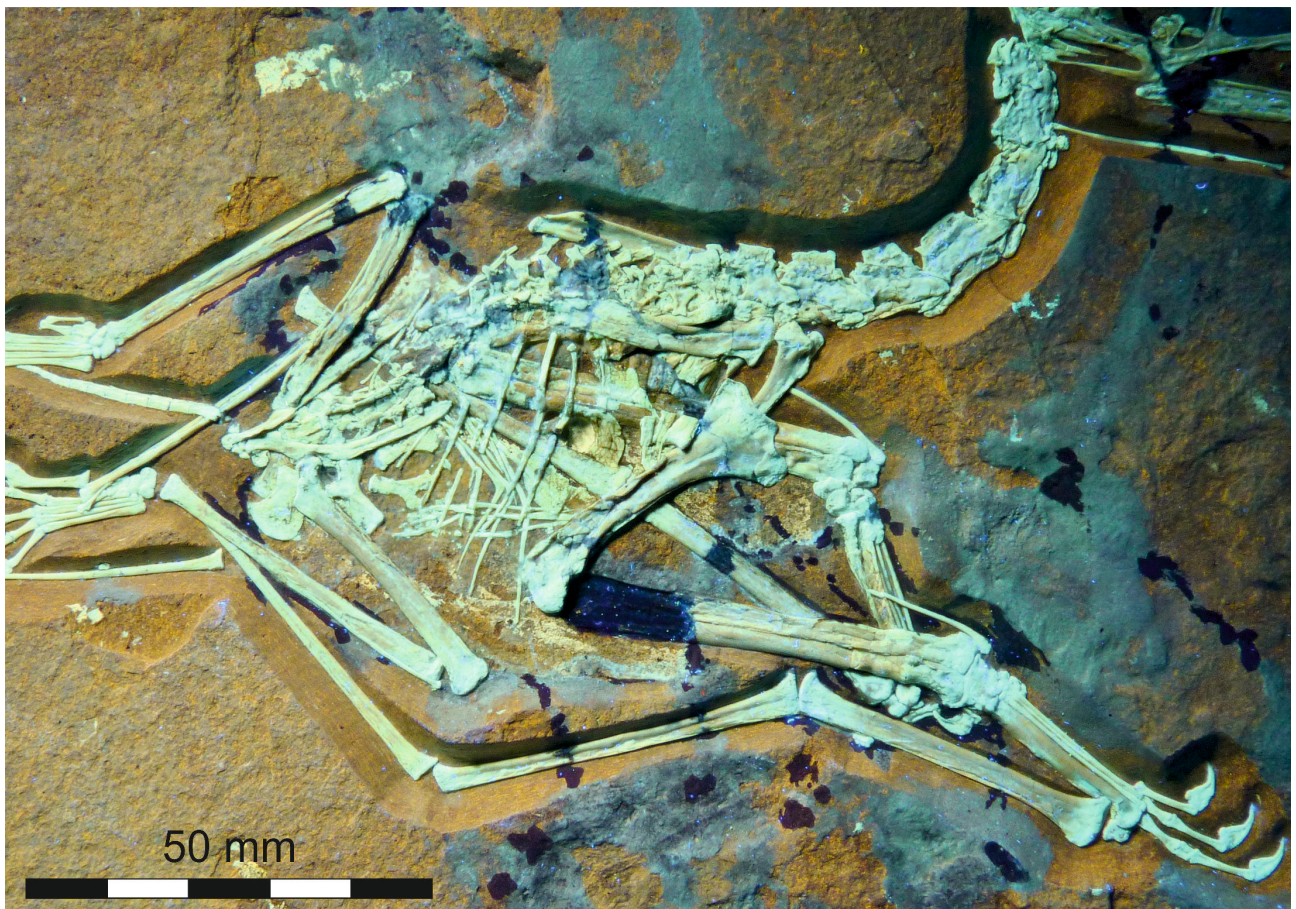
Die relativ kurze Schwanzwirbelsäule (siehe Abb. 9) erinnert an diejenige von *Pterodactylus*, ist jedoch im Verhältnis etwa doppelt so lang. Es sind 14 Wirbel überliefert, bis zu drei weitere könnten noch vorhanden sein, sind aber z.T. durch andere Knochen überdeckt. Die Wirbelkörper sind mit feinen, dünnen Knochenfortsätzen (Zygapophysen und Hämapophysen) miteinander verwoben (Abb. 10), wie das auch bei den basalen Pterosauria, z. B. bei *Rhamphorhynchus*, der Fall ist.

Abb. 8: Rumpfbereich des neuen Paintner Pro-Pterodactyloiden unter UV: Der Metacarpus (Mittelhand) ist im Vergleich zu basalen Pterosauria (siehe Abb. 2 A-B) deutlich verlängert. Ebenfalls verlängert ist das Pteroid. Zwischen der Wirbelsäule und den Knochen der Flugarme ist Weichteilerhaltung einschließlich von Aktinofibrillen aus der Armflughaut überliefert.

Rumpfskelett, Schulter- und Beckengürtel der basalen Pterosaurier und der jurassischen Pterodactyloidea unterscheiden sich nicht signifikant. Das Rumpf- und Gürtelskelett des Paintner Pro-Pterodactyloiden fällt in das gleiche Raster. Genauere Aussagen sind erst möglich, wenn die Anatomie der Rumpfskelette von basalen Pterosaurierformen vergleichend untersucht wurde, was bisher nicht der Fall ist.

Die Biometrie des neuen Paintner Flugsauriers (Abb. 11) weist Gemeinsamkeiten mit der des Mühlheimer Fundes auf. So sind die Maße von Oberarmknochen (Humerus), Unterarmknochen (Radius und Ulna) und Mittelhand (Metacarpus) denen des Mühlheimer „*Rhamphodactylus*“ sehr ähnlich und das Verhältnis zwischen Oberarmknochen und Metacarpale IV (vierter Mittelhandknochen) liegt bei beiden Exemplaren zwischen den Längenverhältnissen basaler non-pterodactyloider Pterosauria und der Pterodactyloidea (siehe RAUHUT 2012, Abb. 5). Das Metacarpale IV des Paintner Pro-Pterodactyloiden erreicht etwa 46% der Unterarmlänge und etwa 63% der Oberarmlänge. Es

Fig. 8: Trunk area of the Paintner pro-pterodactyloid under UV: The metacarpal IV is long when compared to basal Pterosauria (cf. Fig. 2 A-B). Note the pteroid is elongated. Soft parts which also comprise wing membrane elements with aktinofibrils are visible between the vertebral column and the bones of the wing finger.



ist im Vergleich zu basalen Pterosauria deutlich verlängert und auch länger als bei den Wukongopteridae. Das Verhältnis der inneren Abschnitte der Vorderextremitäten (Oberarm + Unterarm + Mittelhand) beträgt beim Paintner Pro-Pterodactyloiden für den Unterarm 45,5% und für die Mittelhand 21%. Es fällt damit gerade noch jeweils in den Randbereich der für *Darwinopterus* angegebenen Werte (UNWIN & LÜ 2013). Das leicht sigmoid geschwungene, spitz ausgezogene Pteroid ist etwa ein Drittel so lang wie die Unterarmknochen, was ein pterodactyloides Merkmal ist. Bei den basalen Pterosauria ist der Knochen wesentlich kürzer, gerade, und hat ein abgestutztes freies Ende.

Die Längenverhältnisse der Hinterextremitätenknochen des Paintner Pro-Pterodactyloiden entsprechen weitgehend denjenigen basaler Pterosauria und der Pterodactyloidea. Dieses Merkmal ist offenbar konservativ. Das Femur ist allerdings geringfügig

länger als der Humerus, was auch bei den basalen Pterodactyloidea der Fall ist und auf bessere Laufleistungen hindeutet als sie für die non-pterodactyloiden Pterosauria zu vermuten sind. Bei basalen Pterosauria ist das Femur nämlich maximal so lang wie der Humerus, meist aber etwas kürzer.

Der Fuß (siehe Abb. 9) hat einen zweiteiligen fünften Digitus, der im Aufbau dem eines typischen Rhamphorhynchiden ähnelt. Das gebogene pfriemenförmige, abgewinkelte zweite Zehenglied der fünften Zehe war gegen das erste beweglich. Die gesamte Zehe konnte gegen den kurzen, gerundet dreieckigen und nicht mehr abspreizbaren fünften Mittelfußknochen (Metatarsale V) nur in sehr geringem Maße abduziert werden. Der fünfte Fußstrahl konnte ähnlich wie bei den non-pterodactyloiden Pterosauria zum Nachspannen der Schwanzflughaut genutzt werden, allerdings in sehr geringem Maße.

Abb. 9: Beckenbereich, Schwanzwirbelsäule und Hinterextremitäten des Paintner Pro-Pterodactyloiden unter UV. Die krallenlose fünfte Zehe besteht, ähnlich wie bei den basalen Pterosauria, aus zwei verlängerten Phalangen, von denen die zweite gebogen und abgewinkelt ist (siehe Pfeil). In Bildmitte links erkennt man die gekrümmte vierte Flugfingerphalanx des linken Flugarms mit einem unter Kallusbildung verheilten Knochenbruch, der vermutlich auf eine Bissverletzung zurückzuführen ist.

Fig. 9: Pelvis, vertebral column of the tail and hind legs of the Paintner pro-pterodactyloid under UV. The clawless fifth toe consists of two elongated phalanges (see arrow), a character typical of basal pterosaurs. The fourth phalanx of the left wing finger is crooked showing a healed fracture with considerable callus formation. The injury probably results from a bite into the wingtip.





Abb. 10: Mittelbereich der Schwanzwirbelsäule des Paintener Pro-Pterodactyloiden im Normallicht mit gut sichtbaren Knochenfortsätzen, welche die Schwanzwirbel versteifen, wie es typischerweise bei basalen Pterosauria der Fall ist.

Fig. 10: Close-up of the middle section of the vertebral column of the tail in normal light showing the needle-like articular processes and hemapophyses stabilizing the caudal vertebrae, which is typical of basal Pterosauria.

Weichteilerhaltung kommt im gesamten Rumpfbereich und zwischen den Flugarmelementen vor, wird aber erst bei selektiver Filterung unter ultraviolettem Licht sichtbar (zur Untersuchungstechnik siehe FREY et al. 2003, TISCHLINGER 2002, TISCHLINGER & ARRATIA 2013, TISCHLINGER & FREY 2002). Es handelt sich um verschiedene nicht eindeutig identifizierbare Gewebereste sowie um Flughautrelikte mit feinen Aktinofibrillen (siehe Abb. 8).

Die vierte Flugfingerphalanx des linken Flugarmes weist mittig einen unter Kallusbildung krumm verheilten Knochenbruch auf, der möglicherweise auf eine Bissverletzung der Flügelspitze zurückzuführen ist, weil der Kallus eine gerundete Einbuchtung auf seiner Cranialfläche zeigt (siehe Abb. 9). Der Kallus weist ansonsten eine glatte Oberfläche auf. Inwieweit dadurch die Flugfähigkeit während des Heilungsprozesses beeinträchtigt war, bleibt offen, doch scheinen manche Pterosaurier selbst mit Knochenbrüchen an den Hinterextremitäten gute Überlebenschancen gehabt zu haben, wie eine unter Kallusbildung verheilte Femurfraktur bei einem *Pterodactylus* belegt (TISCHLINGER 1993).

5. Diskussion

Das Verwandtschaftsverhältnis zwischen den basalen Pterosauria („Rhamphorhynchoidea“) einschließlich der Anurognathidae) und den Pterodactyloidea war lange Zeit rätselhaft, insbesondere, weil die Pterodactyloidea sozusagen aus dem Nichts während des Oberjura im Fossilbericht erscheinen und das ohne Übergangsformen. Das änderte sich mit der Entdeckung von *Darwinopterus* und der anderen Wukongopteridae, die bislang für den unteren Oberjura nachgewiesen sind (siehe Kap. 3.3.). Im oberen Mitteljura tauchen auch die kurzschwänzigen Anurognathidae auf, die in der Unterkreide ausstarben. Sie sind charakterisiert durch eine pterodactyloide Schwanzwirbelsäule, während alle anderen Merkmale diejenigen eines basalen Pterosauriers sind, mit Ausnahme des für diese Gruppe einzigartigen kurzen, gerundeten Schädels. Im Mitteljura und Oberjura entstanden also aus den frühen basalen Pterosaurierformen zumindest drei neue Gruppen, die sich entweder in der Halslänge und im Schädelbau oder in der Konfiguration des Flugapparates voneinander unterscheiden: die Anurognathidae, die Wukongopteridae und die Pterodactyloidea. Von der Konstruktion des Flugapparates her unterscheiden sich die Pterodactyloidea von den Wukongopteridae

und Anurognathidae in einem entscheidenden Merkmal: der Reduktion der fünften Zehe, welche bei den basalen Pterosauria einschließlich der Wukongopteridae und Anurognathidae die Spannung und den Anstellwinkel des Uropatagiums beeinflusst.

Mit dem Pro-Pterodactyloiden aus Painten haben wir eine Pterosaurierkonstruktion vor uns, die zwei wesentliche Schritte auf dem Weg von einer basalen Pterosaurierkonstruktion zu einer pterodactyloiden erhellt: die Reduktion des Schwanzes und der fünften Zehe. Die Schwanzwirbelsäule ist zwar auf den uropatagialen Teil verkürzt, trägt aber wegen der stabilen intervertebralen Gelenke zu Stabilisierung des Uropatagiums bei. Der fünfte Strahl, der etwa halb so lang ist wie die übrigen Strahlen des Fußes, kann mit seiner abgewinkelten zweigliedrigen Zehe das Uropatagium unabhängig von der Armflughaut kontrollieren, wenn auch in einem sehr geringen Maße. Die Hinterextremitäten hatten sicherlich einen hohen Anteil an der Bewegung des Uropatagiums. In wieweit die Rückpfeilung der Flügel und die Spreizung der Hinterextremitäten dadurch beeinflusst war, muss noch untersucht werden. Der Metacarpus, der nahezu die halbe Unterarmlänge (etwa 46 %) und etwa 63 % der Humeruslänge erreicht, ist ein Hinweis darauf, dass die Rückpfeilung der Flügel geringer war als bei *Rhamphorhynchus*.

Der Schädel des Paintner Pro-Pterodactyloiden zeigt, anders als *Darwinopterus*, ein Charakteristikum basaler Pterosauria: große Interdentalräume und nach rostrolateral gerichtete Fangzähne im rostralen Kieferbereich. Eine derartige Bezahnung kommt innerhalb der Pterodactyloidea nur bei den Ornithocheiriden vor. Auch bezüglich der Halslänge relativ zur Länge des Rumpfes sind die Ornithocheiriden dem Paintner Pro-Pterodactyloiden sehr ähnlich. Die übrigen Proportionen im Flugapparat der Ornithocheiriden mit dem im Verhältnis zum Humerus kurzen Femur und dem in Verhältnis zum Ober- und Unterarm langen Flugfinger ähneln dagegen eher einer *Rhamphorhynchus*-Konstruktion als einem klassischen Pterodactyloiden einschließlich *Pterodactylus*.

Die Osteologie des Pro-Pterodactyloiden aus Painten erlaubt folgende Rückschlüsse bezüglich der Evolution der Pterodactyloidea:

1.) Die Verkleinerung der basalen Schwanzwirbel und die Destabilisierung der Zwischenwirbelgelenke der Schwanzwirbelsäule geht einher mit der Verkürzung der fünften Zehe, nicht aber notwendigerweise die Verkürzung des Schwanzes auf den Caudalrand des Uropatagiums. Wie die Anurognathidae zeigen, war zumindest bis zu einer Spannweite bis etwa einen Meter die Verkürzung und Destabilisierung der Schwanz-

Abb. 11: Biometrie des Paintner Pro-Pterodactyloiden (Maße in mm).

Fig. 11: Biometry of the new Painten pro-pterodactyloid (measured in mm).

| | | | | | |
|-------------------------|---------------|--------------|-------------------------|---------------|--------------|
| max. Schädelänge | 93,4 | | | | |
| Unterkieferlänge | 74,4 | | | | |
| Zungenbein | 27,6 | | | | |
| Schwanz (Mindestmaß) | 24,4 | | | | |
| Vorderextremität | rechts | links | Hinterextremität | rechts | links |
| Humerus | 34,3 | ? | Ilium | 24,0 | ? |
| Radius | 46,7 | 47,2 | Femur | 32,7 | ? |
| Ulna | 46,5 | 46,7 | Tibia | 38,5 | 38,3 |
| Carpus | 4,7 | 4,6 | Tarsus | 2,9 | 2,6 |
| Pteroid | 15,9 | ? | Metatarsale I | 12,3 | 12,1 |
| Metacarpale I | ? | 21,6 | Metatarsale II | 12,6 | 12,6 |
| Metacarpale II | 20,9 | ? | Metatarsale III | 12,1 | 12,4 |
| Metacarpale III | 21,4 | ? | Metatarsale IV | 9,6 | 9,7 |
| Metacarpale IV | 21,6 | ? | Metatarsale V | 2,9 | 3,1 |
| Digitus I | 12,0 | ? | Digitus I | 8,3 | 8,2 |
| Digitus II | 17,0 | ? | Digitus II | 11,8 | 11,5 |
| Digitus III | 20,4 | ? | Digitus III | 12,8 | 12,5 |
| Flugfingerphalanx 1 | 39,1 | ? | Digitus IV | 12,0 | 12,2 |
| Flugfingerphalanx 2 | 42,8 | ? | Digitus V Phalanx 1 | 3,8 | 3,8 |
| Flugfingerphalanx 3 | ? | ? | Digitus V Phalanx 2 | 4,6 | 4,4 |
| Flugfingerphalanx 4 | 33,8 | deformiert | | | |

wirbelsäule auch ohne die Reduktion der fünften Zehe möglich. Dadurch wurde die Laufleistung allerdings nicht verbessert.

2.) Die Verkürzung der fünften Zehe ist gekoppelt mit der Verlängerung des Metacarpus relativ zum Unterarm um mehr als 50% und relativ des Humerus über die 70%-Grenze hinaus. Dies steht möglicherweise im Zusammenhang mit der Verbesserung der Laufleistung und der Verringerung der Rückfeilung der Flügel.

3.) Die unabhängige Spannung des Uropatagiums durch die fünfte Zehe war, wenn auch in sehr geringem Maße, möglich, wurde aber wohl graduell von den Hinterbeinen übernommen.

4.) Die Flughaut der propterodactyloiden Pterosaurier muss dünner und dehnbarer gewesen sein als diejenige der Rhamphorhynchinen. Ansonsten wäre die Spannungskontrolle über die Hinterbeine alleine nicht möglich gewesen, selbst wenn man eine Reduktion des an den Beinen ansetzenden Teils der Flughaut annimmt.

5.) Die Evolution des pterodactyloiden Schädeltyps und die Reduktion der Halsrippen sind unabhängig von der Evolution des pterodactyloiden Flugapparats.

6.) Die Tatsache, dass der Paintner Pro-Pterodactyloide im Gegensatz zu den Wukongopteridae einen Bezahnungstyp aufweist, wie er für basale Pterosaurier typisch ist, könnte damit zusammenhängen, dass der pterodactyloide Bezahnungstyp zweimal unabhängig voneinander entstanden ist: einmal bei den Wukongopteridae und ein zweites Mal bei den Pterodactyloidea sensu stricto. Eine andere Möglichkeit wäre, dass der basale Bezahnungstyp innerhalb der pterodactyloiden Vorkonstruktionen bis zu den basalen Pterodactyloidea persistierte, aus denen dann die Ornithocheiriden hervorgegangen sein könnten, die den basalen Bezahnungstyp und die kurze Halswirbelsäule in Bezug zum Rumpf beibehalten haben. Der Metacarpus der Ornithocheiriden ist etwa so lang oder etwas länger als der Humerus und entspricht damit den Verhältnissen z. B. bei *Pterodactylus*.

Der Pro-Pterodactyloide aus Painten ist somit von der Konstruktion her zusammen mit dem Mühlheimer „Rhamphodactylus“ die letzte Stufe auf dem Weg zur Pterodactyloidea-Konstruktion, die durch die Reduktion des fünften Fußstrahls bei gleichzeitiger Reduktion des Schwanzes und die Verlängerung des Metacarpus bezüglich der Humeruslänge über die 70%-Grenze hinaus charakterisiert ist. Diese Veränderungen geschahen graduell in stets funktionalen Schritten, die nun auch fossil dokumentiert sind. Bei dem stratigraphisch wesentlich jüngeren „Rhamphodactylus“ ist die fünfte Zehe zwar sehr schlecht erhalten, scheint aber kleiner zu sein als bei dem Paintner Pro-Pterodactyloiden. Da der Paintner Pro-Pterodactyloide zeitgleich mit den frühen Pterodactyloidea gelebt hat, müssen die

Pterodactyloidea früher, und zwar im unteren Oberjura oder bereits im Mitteljura, entstanden sein.

Danksagung

Der Eigentümerin des Fossils, Frau BIRGIT ALBERSDÖRFER, ist zu danken für Ihre Bereitschaft, den Pterosaurier wissenschaftlichen Untersuchungen zugänglich zu machen und für eine Sonderausstellung im Karlsruher Naturkundemuseum zur Verfügung zu stellen. Herrn RAIMUND ALBERSDÖRFER gebührt Dank für Informationen zur Fundgeschichte des Fossils. Für Hinweise und Diskussion ist Prof. Dr. DAVID MARTILL, Portsmouth, und PDDr. OLIVER RAUHUT, München, zu danken.

Anschriften der Autoren

DR. HELMUT TISCHLINGER
Tannenweg 16, 85134 Stammham
htischlinger@online.de

PROF. DR. EBERHARD FREY
Staatliches Museum für Naturkunde
Erbprinzenstraße 14, 76133 Karlsruhe
dinofrey@aol.com

Literatur

- ANDRES, B., HOWARD, L. & STEEL, L. (2011): Owen's pterosaurs, old fossils shedding light on new clades.- Abstract. In: Programme and Abstracts, Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy, 59th Annual Meeting, 2011, 4. Lyme Regis, UK.
- BENNETT, S. C. (2007a): A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni*.- Paläont. Zeitschr., **81**: 376-398.
- BUFFETAUT, E. & MAZIN, J. M. (Hrsg.) (2003): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs.- 347 S.; Geological Society, London, Special Publications **217**; London.
- CODORNIÚ, L. S. (2005): Morfología caudal de *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Ctenochasmatidae) del Cretácico de Argentina.- Ameghiniana **42** (2): 505-509.
- CODORNIÚ, L., RAUHUT, O. W. M. & POL, D. (2010): Osteological features of Middle Jurassic pterosaurs from Patagonia (Argentina).- Acta Geoscientia Sinica, **31**: 12-13.
- COLLINI, C. A. (1784): Sur quelques Zoolithes du Cabinet d'Histoire Naturelle de S.A.S.E Palatine & de Bavière, à Mannheim. – Acta Acad. Theodoro-Palatinae, **5**: 58-103.
- CUVIER, G. (1809): Mémoire sur le squelette fossile d'un Reptil volant des environs d'Aichstedt, que quelques naturalistes ont pris pour un oiseau, et dont nous formons un genre des Sauriens, sous le nom de Ptero-Dactyle. – Ann. Mus. Hist. Natur., **13**: 424-437.
- FREY, E., TISCHLINGER, H., BUCHY, M.-C. & MARTILL, D. (2003): New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implications for pterosaurian anatomy and locomotion.- In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J. M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs.- Geological Society, London, Special Publications **217**: 233-266.
- LIU, Y.-Q., KUANG, H.-W., JIANG, X.-J., PENG, N., XU, H. & SUN, H.-Y. (2012): Timing of the earliest known feathered dinosaurs and transitional pterosaurs older than the Jehol Biota.- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **323-325**: 1– 12.

- LÜ, J., UNWIN, D. M., JIN, X., LIU, Y.-Q. & JI, Q. (2010): Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull.- Proc. of the Royal Society, London B, **277**: 383-389.
- MARTILL, D. M. & ETCHES, S. (2013): A new monofenestratan pterosaur from the Kimmeridge Clay Formation (Kimmeridgian, Upper Jurassic) of Dorset, England.- Acta Palaeontologica Polonica, **58**(2): 285-294.
- MEYER, R. K. F. & SCHMIDT-KALER, H. (1983): Erdgeschichte sichtbar gemacht: Ein geologischer Führer durch die Altmühlalb. – 260 S.; München (Bayer. Geol. Landesamt).
- MEYER, R. & SCHMIDT-KALER, H. (1993): Schwarze Kalke im Weißen Jura (Über die Bitumenfazies im Malm der Südlichen Frankenalb).– Geologica Bavarica, **97**:155-66.
- MEYER, R. K. F., SCHMIDT-KALER, H., KAULICH, B. & TISCHLINGER, H. (1994): Wanderungen in die Erdgeschichte (6), Unteres Altmühltal und Weltenburger Enge.- 152 S., München (Verlag Dr. Friedrich Pfeil).
- PAULINA CARBAJAL, A., RAUHUT, O. W. M., CODORNIÚ, L. & POL, D. (2011): Neuroanatomy of a pterosaur from the Jurassic of Patagonia using computerized tomography.- In: Journal of Vertebrate Paleontology, **31** (suppl.):171.
- RAUHUT, O. W. M. (2012): Ein „Rhamphodactylus“ aus der Mörsheim-Formation von Mühlheim.- Jahresbericht 2011 und Mitteilungen der Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München e. V., **40**: 69-74.
- RAUHUT, O. W. M. & LÓPEZ-ARBARELLO, A. (2008): Archosaur evolution during the Jurassic: a southern perspective.- Revista de la Asociación Geológica Argentina, **63**: 557-585.
- RAUHUT, O. W. M., FOTH, C., TISCHLINGER, H. & NORELL, M. A. (2012): Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany.- Proceedings of the National Academy of Sciences, published online; doi/10.1073/pnas.1203238109.
- SCHWEIGERT, G. (2007): Ammonite biostratigraphy as a tool for dating Upper Jurassic lithographic limestones from South Germany – first results and open questions.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **245**: 117–125.
- STEEL, L. (2010): The pterosaur collection at the Natural History Museum, London, UK: History, overview, recent curatorial developments and exciting new finds.- Abstract. Acta Geoscientia Sinica, **31** (1): 59-61.
- TISCHLINGER, H. (1993): Überlegungen zur Lebensweise der Pterosaurier anhand eines verheilten Oberschenkelbruches bei *Pterodactylus kochi* (WAGNER).- Archaeopteryx, **11**: 63-71.
- TISCHLINGER, H. (2002): Der Eichstätter *Archaeopteryx* im langwelligen UV-Licht.- Archaeopteryx, **20**: 21-38.
- TISCHLINGER, H. (2013): Das „Eichhörnchen“ aus dem Jura-meer.- Globulus, **17**: 139-148.
- TISCHLINGER, H. & ARRATIA, G. (2013): Ultraviolet light as a tool for investigating Mesozoic fishes, with a focus on the ichthyofauna of the Solnhofen archipelago.- In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.-P. & WILSON, H. (Hrsg.): Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution: 549-560; München (Pfeil-Verlag).
- TISCHLINGER, H. & FREY, E. (2002): Ein *Rhamphorhynchus* (Pterosauria, Reptilia) mit ungewöhnlicher Flughauterhaltung aus dem Solnhofener Plattenkalk.- Archaeopteryx, **20**:1-20.
- UNWIN, D. M. (2003): On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs.- In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J. M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs.- Geological Society, London, Special Publications **217**: 139-190.
- UNWIN, D. M. (2006): The Pterosaurs from Deep Time.- 346 S.; New York (Pi Press).
- UNWIN, D.M. & LÜ, J. (2013): The basal monofenestratan *Darwinopterus* and its implication for the origin and basal radiation of pterodactyloid pterosaurs.- International Symposium on Pterosaurs, Rio de Janeiro; Short communications: 98-101; Rio de Janeiro (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional).
- UNWIN, D. M., JIN, X., LIU, Y. & JI, Q. (2009): Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull.- Proceedings of the Royal Society, B **277**: 383-389.
- VIOHL, G. & ZAPP, M. (2006): Die Fossil-Lagerstätte Schamhaupten (oberstes Kimmeridgium, Südliche Frankenalb, Bayern).- Archaeopteryx, **24**: 27-78.
- WANG, X., KELLNER, A. W. A., JIANG, S. & MENG, X. (2009): An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China.- Anais de Academia Brasileira de Ciências, **81**: 793–812.
- WANG, X., KELLNER, A. W. A., JIANG, S., CHENG, X., MENG, X. & RODRIGUES, T. (2010): New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China.- Anais de Academia Brasileira de Ciências, **82**(4): 1045-1062.
- WELLNHOFER, P. (1970): Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands.- Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N.F., **141**: 1–133; München.
- WELLNHOFER, P. (1975): Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands.- Palaeontographica, **148**: 1-186; **149**: 1-30.
- WELLNHOFER, P. (1993): Die große Enzyklopädie der Flugsaurier.- 192 Seiten; Mosaik Verlag, München.
- WELLNHOFER, P. (2008): A short history of pterosaur research.- Zitteliana, **B28**: 7-19.
- WITTON, M. P. (2013): Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy.- 291 S.; Princeton (Princeton University Press).