

BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 141

PETER WELLNHOFER

Die Pterodactyloidea (Pterosauria)
der Oberjura-Plattenkalke
Süddeutschlands

Mit 28 Abbildungen im Text, 14 Tafeln und 1 Tabelle

Vorgelegt von Herrn Richard Dehm

am 4. 7. 1969

MÜNCHEN 1970

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KOMMISSION BEI DER C. H. BECK'SCHEN VERLAGSBUCHHANDLUNG MÜNCHEN

Druck: Georg Appl, Wemding

INHALTSÜBERSICHT

o.1.	Einleitung	5
o.2.	Historischer Rückblick auf die Erforschung der oberjurassischen Pterodactyloidea	8
o.3.	Technische Vorbemerkungen	12
1.	Systematische Beschreibung	15
1.1.	Familia Pterodactylidae BONAPARTE, 1838	15
1.1.1.	Genus <i>Pterodactylus</i> CUVIER, 1809	15
1.1.1.1.	<i>Pterodactylus antiquus</i> (SOEEMMERRING, 1812)	15
	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGNER, 1837)	22
	<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. MEYER, 1856	35
	<i>Pterodactylus elegans</i> WAGNER, 1861	48
	<i>Pterodactylus suevicus</i> QUENSTEDT, 1855	55
	<i>Pterodactylus longicollum</i> H. v. MEYER, 1854	56
1.2.	Familia Germanodactylidae YOUNG, 1964	63
1.2.1.	Genus <i>Germanodactylus</i> YOUNG, 1964	63
	<i>Germanodactylus cristatus</i> (WIMAN, 1925)	64
	<i>Germanodactylus rhampastinus</i> (WAGNER, 1851)	66
1.3.	Familia Ctenochasmatidae NOPCSA, 1928.	71
1.3.1.	Genus <i>Ctenochasma</i> H. v. MEYER, 1852	71
	<i>Ctenochasma gracile</i> OPPEL, 1862.	71
1.3.2.	Genus <i>Gnathosaurus</i> H. v. MEYER, 1834	74
	<i>Gnathosaurus subulatus</i> H. v. MEYER, 1834	74
1.4.	Pterodactyloidea incertae sedis	80
1.4.1.	„ <i>Pterodactylus</i> “ <i>grandis</i> CUVIER, 1824	81
1.4.2.	„ <i>Pterodactylus</i> “ <i>grandipelvis</i> H. v. MEYER, 1859	82
1.4.3.	„ <i>Pterodactylus</i> “ sp.	84
1.5.	Irrtümlich zu den Pterodactyloidea gestellte Formen	85
1.5.1.	„ <i>Pterodactylus</i> “ <i>crassipes</i> H. v. MEYER, 1857	85
1.5.2.	<i>Anurognathus ammoni</i> DÖDERLEIN, 1923	86
1.5.3.	<i>Belonochasma aenigmaticum</i> BROILI, 1939	86
2.	Ontogenie	88
2.1.	Jugendformen	88
2.1.1.	Der Schädel-Orbita-Längen-Index	88
2.1.2.	Die Fußphalangen-Formel	92
2.2.	Die systematische Stellung der Jugendformen	95
2.2.1.	Wachstumsunabhängige Kriterien	95
2.2.2.	Wachstums-Allometrie	98
3.	Geschlechtsdimorphismus	104
4.	Lebensweise	106
4.1.	Fortbewegung	106
4.2.	Körpertemperatur	110
4.3.	Ernährung	111
5.	Todesursachen	113

6.	Das postmortale Geschehen	115
7.	Vertikale und horizontale Verbreitung	119
8.	Zusammenfassung der Ergebnisse (Summary)	122
9.	Register	126
9.1.	Erwähnte Genera	126
9.2.	Erwähnte Species	127
10.	Übersichtstabelle	128
11.	Literaturverzeichnis	129
Tafeln 1-14		135

„Vielleicht werden einst andere Naturforscher durch das Auffinden mehrerer Exemplare unsers *Ornithocephalus* in den Stand gesetzt, dasienige zu ergänzen, was gegenwärtigem Gerippe an Vollständigkeit oder meiner Schilderung an Richtigkeit noch abgeht.“

S. Th. v. SOEEMMERRING
1812, S. 132.

o.1. EINLEITUNG

Die Vorkommen von Pterodactyloideen-Resten im süddeutschen Raum sind bis heute auf einen stratigraphisch eng begrenzten Horizont beschränkt geblieben. Die ältesten Vertreter stammen aus den Schieferkalken von Nusplingen (Malm Zeta 1) in Württemberg, die jüngeren aus den Solnhofener Plattenkalken (Malm Zeta 2) und den Mörsheimer Schichten (Malm Zeta 3) der Altmühl-Alb in Bayern.

Während in Württemberg bisher nur zwei Exemplare bekannt wurden, haben die bayerischen Plattenkalke im Verlauf der letzten 175 Jahre wohl an die 100 Pterodactyloideen geliefert. Trotzdem galten Funde von Flugsauriern in diesem Gebiet von jeher als eine Seltenheit, für welche ihre Besitzer schon immer einen stattlichen Preis zu fordern wußten. So klagte schon Andreas WAGNER (1852: 3), Kustos des palaeontologischen Museums in München, in den Steinbrüchen des lithographischen Schiefers seien „daselbst nunmehr die Versteinerungen auch im Preise außerordentlich gestiegen und es werden dafür bisweilen Summen begehrt, die einen besonnenen Sammler von ihrem Ankaufe abschrecken und ihn bestimmen, ihre Acquisition Andern, die ihren Sammeleifer minder mäßigen können, getrost zu überlassen.“

Aber schon wenige Jahre später erfuhr das Münchener palaeontologische Museum durch den Erwerb der Sammlung des Pappenheimer Landarztes Karl HÄBERLEIN (1857) und die Übernahme der herzoglich LEUCHTENBERG'schen Sammlung zu Eichstätt (1858) einen bedeutenden Zuwachs an Solnhofener Fossilien, unter denen sich auch Pterosaurier befanden.

Schon damals hatte München die an Flugsauriern reichste Sammlung der Welt. Der Bestand vergrößerte sich aber auch unter K. A. v. ZITTEL noch um die Sammlung des Gerichtsarztes Dr. OBERNDORFER, Kelheim, und um verschiedene Einzelerwerbungen. So konnte PLIENINGER (1907: 209) mit vollem Recht „die herrliche, reichhaltige Sammlung von Flugsaurierresten aus Bayern“ in der palaeontologischen Sammlung des kgl. bayerischen Staates zu München rühmen. Durch weiteren Zuwachs unter F. BROILI erreichte die Bayerische Staatssammlung in München vor dem 2. Weltkrieg allein an Solnhofener Pterodactyloideen-Resten einen nachweisbaren Bestand von 30 Exemplaren.

So nimmt es nicht wunder, daß schon früh die Bedeutung der Münchener Sammlung in der Pterosaurierforschung unbestritten war. Angefangen von SOEEMMERRING (1812; 1817), dessen auch von CUVIER (1809) beschriebenes Typusexemplar (*Pterodactylus antiquus*) noch heute zu den wertvollsten Objekten dieser Sammlung gehört, über A. WAGNER (1837; 1851; 1852; 1857; 1861), H. v. MEYER (1859–1860), A. OPPEL (1862), K. A. v. ZITTEL (1882), F. PLIENINGER (1901; 1907), E. STROMER (1913), L. DÖDERLEIN (1923; 1929) bis hin zu F. BROILI (1912; 1919; 1924; 1925; 1936; 1938) lagen den Bearbeitungen Exemplare der Bayerischen Staatssammlung zugrunde.

Wenn hier der Versuch gemacht wird, die Oberjura-Pterodactyloidea Süddeutschlands in einer zusammenfassenden Darstellung zu untersuchen, so erscheint dies aus folgenden Gründen gerechtfertigt, ja notwendig:

Die letzte monographische Bearbeitung dieser Gruppe wurde von H. v. MEYER im Jahre 1859 (Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura) durchgeführt. Seither konnte durch zahlreiche Einzelbeschreibungen die Kenntnis zwar vermehrt werden, es wurden aber auch Systematik und Nomenklatur durch neue Taxa belastet und unübersichtlich.

So galt es, allein die Berechtigung von 28 Artnamen der Gattung *Pterodactylus* kritisch zu prüfen. Damit verband sich zwangsläufig das Problem der Jugendformen – ihr Erkennen als solche und ihre systematische Zuordnung.

Außerdem hat sich in den letzten Jahrzehnten sowohl in München, als auch in anderen Sammlungen und Museen weiteres Material eingefunden, dessen Untersuchung eine genauere Kenntnis einzelner Arten sowie der Skelettmorphologie versprach.

Daß eine solche Untersuchung auf alle verfügbaren Funde zurückgreifen muß, ist selbstverständlich. Daß sie von München aus betrieben wird, liegt aus historischen und geographischen Gründen nahe, ist aber auch vom Material her zweckmäßig. Nicht nur, daß die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie eine Reihe von Holotypen und Originalen besitzt, sie beherbergt auch heute noch, trotz der Verluste, die sie im 2. Weltkrieg hinnehmen mußte, die größte Oberjura-Flugsaurier-Kollektion, darunter viele noch unbeschriebene Exemplare, die z. T. erst in den letzten Jahren erworben wurden.

Darüberhinaus mußte versucht werden, das in den Museen und Sammlungen der ganzen Welt verstreute Material zu erfassen. Ohne Unterstützung ihrer Leiter, Betreuer und Besitzer wäre das aber nicht möglich gewesen.

In besonderem Maße danke ich hier Herrn Prof. Dr. R. DEHM, dem Direktor der Bayerischen Staatssammlung in München. Ich erhielt von ihm nicht nur die Anregung zur Bearbeitung der Solnhofener Pterosaurier, sondern auch jede mögliche Unterstützung zur Durchführung dieser Arbeit.

Für die Erlaubnis, die Originale an Ort und Stelle untersuchen oder sie entleihen zu dürfen, für die Überlassung von Abgüssen und Photographien und für zahlreiche Auskünfte bin ich darüberhinaus den Damen und Herren an folgenden Sammlungen und Museen zu Dank verpflichtet:

Herrn Dr. K. ADAM, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart; Herrn Prof. Dr. F. BACHMAYER und Herrn Dr. H. KOLLMANN, Naturhistorisches Museum Wien; Herrn Fritz BERGÉ, Museum Bergér, Harthof bei Eichstätt; Herrn Dr. BRZOBHATÝ und Herrn Dozent Dr. J. TEJKAL, Katedra geologie a paleontologie, Universität Brünn, CSSR; Herrn Dr. A. J. CHARIG, British Museum (Natural History) London; Herrn Dr. E. H. COLBERT und Dr. M. C. MCKENNA, American Museum of Natural History, New York; Frau Dr. CSEPREGHY-MEZNERICS, Naturhistorisches Museum Budapest; Frau Dr. Mary DAWSON, Carnegie Museum Pittsburgh, USA; Herrn Dr. R. Fischer, Geol.-Paläont. Institut der Universität Marburg; Herrn Prof. Dr. F. HELLER und Herrn Dr. J.-Th. GROISS, Geologisches Institut der Universität Erlangen; Frl. Dr. C. de GROOT, Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden, Holland; Herrn Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER und Herrn Dr. K. A. HÜNERMANN, Paläont. Institut und Museum der Universität Zürich; Herrn Dozent Dr. H. JAEGER, Institut für Paläontologie und Museum der Humboldt-Universität, Berlin; Herrn Dr. E. JÖRG, Landes-sammlungen für Naturkunde, Karlsruhe; Herrn Dr. R. Kraatz, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Heidelberg; Herrn Prof. Dr. F. X. MAYR, Philosophisch-Theologische Hochschule, Eichstätt; Herrn Prof. Dr. H. W. MATTHES, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Halle-Wittenberg; Herrn Bürgermeister Friedrich MÜLLER, Solnhofen; Herrn Dr. PRESCHER, Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie, Dresden; Herrn Dr. C. O. van REGTEREN-ALTENA, TEYLER-Museum, Haarlem, Holland; Herrn Prof. R. REYMENT, Paleontologiska Institutionen Uppsala Universitet, Uppsala; Herrn Dr. A.

RÖSLER, Geologisches Institut der Technischen Universität Clausthal; Herrn Dr. A. SCHMIDT, Museum des Naturwissenschaftlichen Vereins, Regensburg; Herrn Eduard SCHÖPFEL, Ober-eichstätt; Herrn Dr. W. STRUVE und Herrn Dr. S. RIETSCHEL, Senckenberg-Museum, Frankfurt a.M.; Herrn Prof. Dr. F. WESTPHAL, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.

Herrn Dr. V. JANICKE, München, verdanke ich die Wiederentdeckung des seit langem verschollenen *Pterodactylus brevirostris*, dem Originalexemplar zu SOEEMERRING 1817.

o.2. HISTORISCHER RÜCKBLICK AUF DIE ERFORSCHUNG DER OBERJURASSISCHEN PTERODACTYLOIDEA

Im Jahre 1784 erschien in den *Acta Academiae Theodoro-Palatinae* eine von C. COLLINI verfaßte Abhandlung über eine Versteinerung aus den Plattenkalken von Eichstätt, die im Naturalienkabinett der kurpfälzischen Akademie zu Mannheim aufbewahrt wurde. Was da beschrieben und übrigens auch hervorragend abgebildet wurde (Abb. 1), – ein merkwürdiges Wirbeltier mit langer, bezahnter Schnauze, bekrallten Händen und Füßen sowie einem stark verlängerten Finger – das kannte man weder unter der damals bekannten lebenden Tierwelt, noch hatte man je zuvor ein ähnliches fossiles Gerippe gesehen. Es handelte sich um den heute in München befindlichen Typus zu *Pterodactylus antiquus*.

COLLINI hielt ihn für die Versteinerung eines noch unbekannten Seetieres. Es fielen ihm zwar Kennzeichen auf, die ein Amphibium oder Reptil vermuten ließen. Schließlich konnte er sich aber nicht entscheiden, ob er das Tier den Vögeln oder den Fledermäusen zuordnen solle.

CUVIER vertrat 1801 als erster die Ansicht, daß es sich bei diesem von ihm später (1809) „Ptero-Dactyle“ benannten Fossil um ein Reptil handle, an dessen verlängertem Finger eine Flugmembran ausgespannt gewesen sei. Das entscheidende Merkmal einer Reptil-Natur erblickte er vor allem in der zylindrischen Form des Quadratoms, daneben in der Art der Bezahlung und in den krallentragenden Fingern.

Trotz der entschiedenen Deutung CUVIER's war *Pterodactylus* als fliegendes Reptil noch lange nicht anerkannt. So hatte BLUMENBACH (1807) in seinem Handbuch der Naturgeschichte ihn für einen Wasservogel gehalten, während S. Th. v. SOEEMMERRING der Hauptverfechter einer Fledermaus- also Säugetiernatur wurde.

Das Original, immer noch ein Unikum, war inzwischen von Mannheim in die Naturaliensammlung der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften nach München übergegangen. Hier hatte SOEEMMERRING Gelegenheit, es selbst eingehend zu untersuchen. In seiner Abhandlung von 1812 (: 109) kommt er zu dem Schluß: „Nach sorgfältiger Prüfung dieses fossilen Gerippes und genauer Vergleichung desselben mit den ihm noch am ähnlichsten scheinenden Gerippen, nehme ich keinen Anstand, dasselbe für das Gerippe eines Säugethieres, und zwar für das eines bis jetzt freylich unbekannten Geschlechts von Fledermaus zu erklären.“ Er benennt die Art *Ornithocephalus antiquus* und liefert erstmals eine Skelett-rekonstruktion.

Wenige Jahre später wurde SOEEMMERRING (1817) durch die Entdeckung eines zweiten, vollständigen *Pterodactylus*-Skeletts in seiner Überzeugung noch bestärkt. Das Exemplar stammte aus den Brüchen „bey Windischhof ohnweit Eichstätt“, also dem heutigen Wintershof. Das kleine, kurzschnauzige Individuum, „*Ornithocephalus brevirostris*“, schien ihm noch fledermausähnlicher als der „*Ornithocephalus*“ *antiquus*.

Obwohl SOEEMMERRING von der Richtigkeit seiner Ansicht durchdrungen war und die Argumente Cuvier's für eine Reptilnatur nicht gelten ließ, verkannte er doch nicht die Unterschiede zu den Fledermäusen. So forderte er (1817: 103) für den *Ornithocephalus* „ein eigenes, von den Fledermäusen abzusonderndes, Thiergeschlecht der Vorwelt“, das er zwischen *Galeopithecus* und *Pteropus* einstufen möchte.

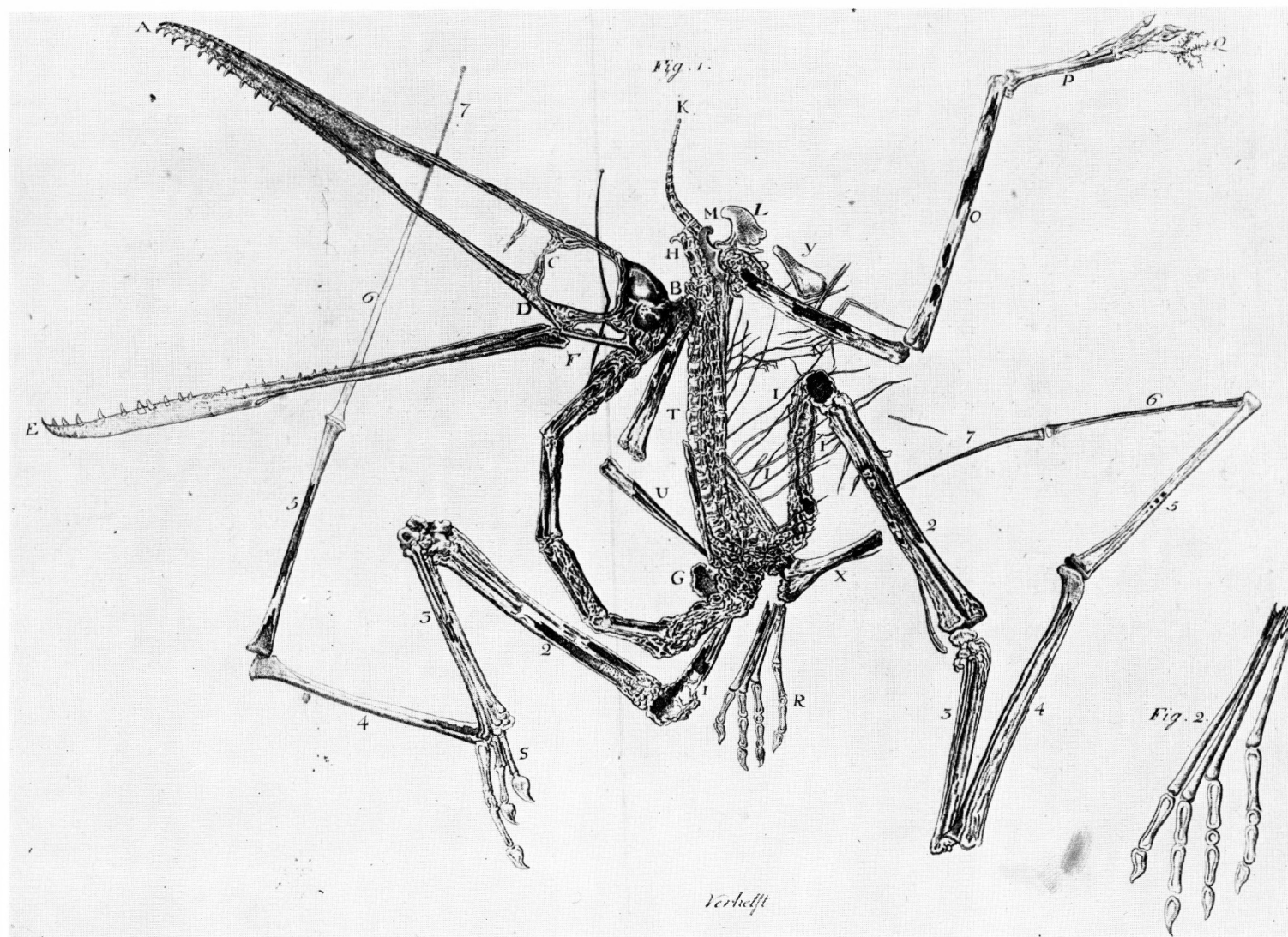


Abb. 1: *Pterodactylus antiquus* (SOEEMMERRING). – Holotypus; Ob. Malm, Eichstätt. – Die erste Abbildung eines Pterosauriers von C. COLLINI in den Acta Academiae Theodoro-Palatinae, Band 5, Taf. 1, Mannheim 1784.

Leidenschaftlich tritt OKEN (1818: 249) gegen diese Deutung auf: „Wahrlich! Wir haben nicht gedacht, daß wir CUVIER verteidigen würden! Sonst sind wir immer hurtig bei der Hand, wenn wir ihm was abstreiten können. Hier aber! Nein! das ist zu arg!“ Nachdem OKEN das Original von *Pterodactylus antiquus* in München selbst untersucht hatte, schrieb er (1819: 1795): „Jedes einzelne Knochenstück dieses Thieres sagt mithin laut und klar, daß es ein Lurch ist, und zwar aus der Ordnung der Eydechsen.“

Wohl die eigentümlichste Ansicht von der Natur und Lebensweise der Pterodactylen vertrat J. WAGLER, Professor für Zoologie und Konservator an der Akademie-Sammlung zu München, in seinem „Natürlichen System der Amphibien“ (1830: 75). Er vereinigte so verschiedene Formen wie Monotremata, Ichthyosauria, Plesiosauria und die Pterosauria (= Armgreife) zu einer neuen Wirbeltierklasse der Greife (Gryphi), die er zwischen Vögel und Säugetiere einordnete. Vom *Pterodactylus* nahm er an, daß er wegen seiner flossenförmigen Füße im Wasser gelebt und die Flügel, ähnlich den Pinguinen, als Ruderorgane benutzt habe.

Bereits 1832 lehnt Hermann von MEYER in seiner „Palaeologica“ die Errichtung dieser Klasse ab und kann WAGLER eine verschiedentlich unrichtige Deutung von Skelettelementen nachweisen. Er liefert zudem eine zusammenfassende Charakteristik der bis dahin bekannten Pterosaurierarten und stellt Vergleiche zu den lebenden Reptilien, besonders zu den Krokodilen an. Bis dahin waren bekannt: *Pterodactylus antiquus*, *brevirostris*, *medius* und *grandis*, jeweils durch einen Fund belegt.

Das dritte, vollständige Skelett eines *Pterodactylus* wurde erst im Jahre 1837 durch A. WAGNER von Kelheim beschrieben. Es handelte sich um *Pterodactylus kochi*, von dem WAGNER vermutete, daß er lediglich ein ausgewachsener *Pt. brevisrostris* sei.

Die erste Kenntnis von einem langschwänzigen „*Pterodactylus*“ aus den „Solnhofener Schieferbrüchen“ verdanken wir Graf zu MÜNSTER, der die Beschreibung seines *Pterodactylus longicaudus* im Jahre 1839 veröffentlichte. Nachdem H. v. MEYER 1846 einen weiteren langschwänzigen Pterosaurier aus den Solnhofener Plattenkalken entdecken konnte und die Gattung *Rhamphorhynchus* auf ihm errichtete, ergaben sich erstmals die Möglichkeiten einer systematischen Unterteilung der „Pterodactyli“.

Sie bestanden zunächst – wie sich später herausstellen sollte irrtümlich – aus den beiden Gruppen Diarthri mit zweigliedrigem (!) Flugfinger und Tetrarthri mit viergliedrigem Flugfinger. Dabei bezogen sich die Diarthri auf ein einziges Exemplar (*Pterodactylus „Lavateri“*), bei dem der Flugfinger nach der zweiten Phalange nur abgebrochen war. H. v. MEYER (1860: 141) berichtete später den Irrtum und zog das fragliche Stück zu *Rhamphorhynchus gemmingi*.

In der Gruppe der Tetrarthri waren die Dentiostres, mit bezahnten Kieferspitzen und kurzschwänzig, und die Subulirostres mit zahnlosen Kieferspitzen und langem Schwanz vereinigt. Damit war die Zweiteilung in kurzschwänzige und langschwänzige Arten zugrundegelegt.

Die erste und zugleich letzte zusammenfassende Darstellung der Oberjura-Pterosaurier verdanken wir H. v. MEYER (1859–1860), in seinem 4. Band „Zur Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich“. Von den bayerischen und württembergischen Fundstellen (hier nur *Pt. suevicus*) werden 19 *Pterodactylus*-Arten in 28 Exemplaren beschrieben.

In der Zwischenzeit waren auch im Lias (Holzmaden, Banz, England) und in der Kreide (England, Kansas) Flugsaurier entdeckt worden. Daneben vervollständigte sich die Kenntnis von den Solnhofener Formen. So wurden durch WINKLER (1874) erstmals Abdrücke der Flughaut an einem jungen *Pterodactylus kochi* aus Schernfeld beobachtet.

Ein lange Zeit gültiges System der Pterosaurier entwarf PLIENINGER (1901: 90): Danach sind sie eine Ordnung der Reptilia und bestehen aus den Unterordnungen Rhamphorhynchoidea und Pterodactyloidea, die ihrerseits durch die Familien Pterodactylidae und Ornithocheiridae vertreten sind.

Zahlreiche Rekonstruktionsversuche von Skeletten und Lebensbildern lieferte SEELEY (1901) in seinem Werk „Dragons of the air“. Die seltsam quadriped einherschreitenden Wesen entbehrten wegen ihrer unnatürlichen Stellung allerdings nicht einer gewissen Komik (Abb. 2).



Abb. 2: *Pterodactylus antiquus* (SOEEMMERRING). – Rekonstruktion des Lebensbildes aus H.G. SEELEY: *Dragons of the Air*, Fig. 13, S. 30, London 1901.

Zu fundierten Lebensbildern gelangte erst O. ABEL (1919). In Analogie zur Lebensweise der Fledermäuse ließ er die Pterodactyliden in Ruhestellung sich an den Hinterbeinen aufhängen.

Neben Diskussionen über die Natur des Pteroids, dem sog. Spannknochen am Unterarm, und die Frage, ob der Flugfinger der 4. oder 5. Strahl sei (O. FRAAS 1878; MARSH 1882; ZITTEL 1882; SEELEY 1901; WILLISTON 1904; PLIENINGER 1907; EATON 1910; STROMER 1913; ARTHABER 1919), nahmen die Rekonstruktionsversuche der Lebensweise und der Flugtechnik in der Folgezeit breiten Raum im Pterosaurier-Schrifttum ein (BRANCA 1908; ARTHABER 1919; 1921; ABEL 1925; 1927; WIMAN 1924; HOEPKE & KRAMER 1936).

Schon früh wurden die Pterosaurier für warmblütig gehalten. So forderte schon SEELEY (1870) die Idiothermie verbunden mit einem fledermausartigen Haarkleid. Die Richtigkeit dieser Ansicht konnte erst 57 Jahre später mit dem direkten Nachweis von Haarbedeckung bei *Rhamphorhynchus* durch BROILI (1927) bestätigt werden. Aber erst 1938 sind Haare auch bei *Pterodactylus*, ebenfalls durch BROILI, nachgewiesen worden.

Die Entdeckung von Schwimmhäuten zwischen den Zehen und eines Kehlsackes durch DÖDERLEIN (1929) vervollständigten das Lebensbild von *Pterodactylus*.

Daneben waren systematische Bearbeitungen etwas zurückgetreten. Lediglich WIMAN (1925) versuchte mit Hilfe seiner „Kurventabellen“, denen Skelettproportionen zugrunde lagen, eine Artentrennung auch bei Pterodactyloiden durchzuführen.

Eines bis dahin wenig beachteten Untersuchungsobjektes, nämlich des Gehirns der Pterosaurier, nahm sich T. EDINGER (1927) an. Sie konnte feststellen, daß die Pterodactyliden im

Oberjura bereits ein Gehirn entwickelt hatten, das wesentlich vogelähnlicher war als das mehr reptilartige *Archaeopteryx*-Gehirn.

Die Pterodactyloideennatur von *Ctenochasma gracile* OPPEL, 1862 wurde durch den Fund eines vollständigen Skeletts erst im Jahre 1924 (BROILI) bestätigt, während *Gnathosaurus subulatus* H. v. MEYER bis in die jüngste Zeit (O. KUHN 1967) noch von unsicherer systematischer Stellung war.

Bis heute liegt die Herkunft der im Oberjura plötzlich auftretenden Pterodactyloidea im Dunkel, zumal eine Abstammung von unterjurassischen Rhamphorhynchoidea ausgeschlossen erscheint. O. KUHN (1967: 20) zieht deshalb den Schluß, daß die Pterosauria eine polyphyletische, aus verschiedenen Pseudosuchiern hervorgegangene Klasse sind.

Zuletzt versuchten C. C. YOUNG (1964) und O. KUHN (1967) eine stammbaumartige Zusammenstellung der Pterosauriergattungen, die aber mit vielen Unsicherheiten versehen ist. So eröffnet sich für die Zukunft gerade auf stammesgeschichtlichem Gebiet noch ein weites Feld ungeklärter Fragen.

0.3. TECHNISCHE VORBEMERKUNGEN

Die schnelle Identifizierung der einzelnen Stücke des bearbeitenden Materials wird durch die Vergabe fortlaufender Nummern erleichtert. Von jedem Exemplar, das im Text, in den Synonymielisten, in Abbildungs- oder Tafelerläuterungen mit seiner Nummer zitiert wird, können aus den Übersichts-Tabellen am Schluß der Arbeit alle Informationen über die systematische Stellung, den Erst-Autor, die ursprüngliche Benennung, Fundort, Aufbewahrung, Maße, ontogenetisches Stadium und Erhaltungszustand entnommen werden.

In den Textabbildungen werden folgende Abkürzungen verwendet (hauptsächlich nach ROMER 1956: 57):

a	=	Angulare
ac	=	Acetabulum
aps	=	Processus spinosus des Atlas
ar	=	Articulare
bo	=	Basioccipitale
bpt	=	Basipterygoid
bs	=	Basisphenoid
c	=	Centrum
caF	=	Caput femoris
cl	=	Condylus lateralis
cm	=	Condylus medialis
co	=	Condylus occipitalis
coF	=	Collum femoris
cst	=	Cristospina sterni
d	=	Dentale
D	=	Dentin
dc	=	distale Carpalia
dt	=	distale Tarsalia
ec	=	Ectopterygoid
eo	=	Exoccipitale
f	=	Frontale
fh	=	Gelenkfacette für die Hypapophyse
fio	=	Fenestra infraorbitalis
fit	=	Fenestra infratemporalis
fm	=	Foramen magnum
fo	=	Foramen obturatum
fov	=	Fenestra ovalis
fs	=	Gelenkfacette für die 1. Sacralrippe
fst	=	Fenestra supratemporalis
GR mc IV	=	distale Gelenkrolle des Metacarpale IV
ha	=	Hypapophyse
hy	=	Hyoidbögen

ic	= Intercentrum
il	= Ilium
is	= Ischium
ispb	= Ischiopubis
j	= Jugale
l	= Lacrymale
m	= Maxillare
mc	= Metacarpalia
mÖ	= mediane Öffnung
mt	= Metatarsalia
n	= Nasale
N	= Naris
nc	= Neuralcrista
NPO	= Nasopraeorbitalöffnung
O	= Orbita
OK	= Oberkiefer
op	= Opisthoticum
p	= Parietale
pb	= Pubis
PCRW	= praecaudale Rumpfwirbelsäule
pf	= Postfrontale
pF	= postacetabularer Fortsatz des Iliums
ph	= Phalangen
pl	= Palatinum
pm	= Praemaxillare
po	= Postorbitale
poz	= Postzygapophyse
ppb	= Praepubis
ppl D	= postpalatinaler Durchbruch
prf	= Praefrontale
prt	= proximale Tarsalia
prz	= Praezygapophyse
ps	= Parasphenoid
psp	= Processus spinosus
pt	= Pteroid
ptg	= Pterygoid
q	= Quadratum
qj	= Quadratojugale
r	= Radiale
R	= Radius
RW	= Rumpfwirbelsäule
S	= Schmelz
sa	= Surangulare
Sc	= Sagitalcrista
so	= Supraorbitale
soc	= Supraoccipitale
sp	= Spleniale
Sp	= Sternalplatte

sq	= Squamosum
Sr	= Scleralring
SW	= Sacralwirbel
T	= Tibia
tre	= Trochanter externus
u	= Ulnare
U	= Ulna
UK	= Unterkiefer

1. SYSTEMATISCHE BESCHREIBUNG

1.1. Familia Pterodactylidae BONAPARTE, 1838

1.1.1. Genus *Pterodactylus* CUVIER, 1809

(synonym: *Ornithocephalus* SOEMMERRING, 1812; *Pterotherium* FISCHER, 1834; *Ornithopterus* H. v. MEYER, 1846; *Macrotrachelus* GIEBEL, 1852; *Cynorhamphus* SEELEY, 1870; *Diopecephalus* SEELEY, 1871; *Ptenodracon* LYDEKKER, 1888)

Typusart: *Ornithocephalus antiquus* SOEMMERRING, 1812 (= *Pterodactylus longirostris* CUVIER, 1819)

Diagnose: Pterodactyloidea mit schlankem, langgestrecktem Schädel ohne Sagital – und Parietalkamm. Naris gleich groß oder länger als die Orbita. Naris und Praeorbita nicht ganz getrennt. Quadratum liegend bis wenig geneigt. Kieferspitzen stets bezahnt; 3–4 Praemaxillarzähne, 10–35 Maxillarzähne pro Kieferhälfte. Die Bezahnung umfaßt das vordere Drittel bis über die Hälfte der Schädelänge. Zahnform: flach-kegelförmig, spitz, gerade oder rundlich-schlank, lang, gebogen. Scapula und Coracoid in der Regel nicht synostisch verbunden, ebensowenig Ilium, Ischium und Pubis. Kein Foramen obturatum. Sternalplatte herzförmig oder eckig begrenzt.

Vorkommen: Nusplinger Schieferkalke, Malm Zeta 1, Nusplingen; Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2, Altmühl-Alb und Mörsheimer Schichten, Malm Zeta 3, Daiting, Kelheim.

Pterodactylus antiquus (SOEMMERRING, 1812)

Abb. 3–4; 27 G; Taf. 1, Fig. 1–7; Taf. 4, Fig. 3–5

- v 1784 Unbekanntes Seetier. – COLLINI, Zoolithes, S. 58, Taf. 1, (Exemplar Nr. 4)
- v 1801 Reptil volant. – CUVIER, Espèces de quadrup., S. 6, (Nr. 4)
- v 1803 Wasservogel. – BLUMENBACH, Handb. Naturgesch., S. 703, (Nr. 4)
- v 1809 Pterodactyle. – CUVIER, Ann. Mus., S. 424, Taf. 31, (Nr. 4)
- v* 1812 *Ornithocephalus antiquus*. – SOEMMERRING, *Ornithocephalus*, S. 89, Taf. 5–7, (Nr. 4)
- v 1819 *Pterodactylus longirostris*. – CUVIER, Isis, S. 1126 u. 1788, Taf. 20, Fig. 1, (Nr. 4)
- v 1824 *Pterodactylus longirostris*. – CUVIER, Oss. foss., 2. éd., S. 359, Taf. 23, Fig. 1, 3–6, (Nr. 4)
- v 1859 *Pterodactylus longirostris*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 26, Taf. 2, Fig. 1, (Nr. 4); S. 29, Taf. 2, Fig. 2–4, (Nr. 3)
- v 1861 *Pterodactylus spectabilis*. – H. v. MEYER, N. Jb. Min., S. 467; Palaeontographica 10, S. 1, Taf. 1, (Nr. 1)
- v 1888 *Pterodactylus antiquus* (Sömmerring). – LYDEKKER, Cat. foss. Rept., S. 5, Fig. 2, (Nr. 4)
- v 1921 *Pterodactylus longirostris* Cuvier. – HOFKER, Besch. van een exemplaar, S. 344, Taf. 1–2, (Nr. 5)
- non 1859 *Pterodactylus longirostris*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 31, Taf. 1, Fig. 1, (Nr. 38); (= *Pt. pulchellus* H. v. M., 1861 = *Pt. micronyx* H. v. M., 1856)
- non 1925 *Pterodactylus antiquus* (Sömmerring, 1812). – ABEL, On a Skeleton, S. 1, Fig. 1–4, (Nr. 20); (= *Pt. kochi* (WAGNER, 1837))
- v non 1951 *Pterodactylus antiquus* SÖMMERING 1818. – v. HUENE, Zwei ausgez. erhaltene Exempl., S. 5, Taf. 3, (Nr. 22); (= *Pt. kochi* (WAGNER, 1837))

Holotypus: Taf. 1, Fig. 1–7;

Orig. zu COLLINI 1784, S. 58, Taf. 1. Das Stück befand sich damals in der Sammlung der Kurpfälzischen Akademie der Wissenschaften zu Mannheim, kam später in die Naturaliensammlung der Kgl. Bayerischen Akademie der Wissenschaften nach München, wo SOEMMERLING (1812: 89, Taf. 5–7) der Versteinerung eine Abhandlung widmete und die Art als *Ornithocephalus antiquus* bezeichnete. Die Akademiesammlung bildete schließlich den Grundstock des Münchener Paläontologischen Museums. Hier, in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie befindet es sich noch heute. Inventar-Nummer: AS I 739.

Stratum typicum: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Locus typicus: Eichstätt

Diagnose: Mittelgroße Art der Gattung *Pterodactylus* mit einer relativen Hals- und Schädelgröße, die größer ist als bei allen anderen *Pterodactylus*-Arten. Nasopraeorbitalöffnung von mehr als doppelter Orbitalgröße. Nasalefortsatz sehr zierlich, rechtwinkelig zum Maxillare-Unterrand. Quadratum sehr schlank, leicht geneigt. 20–25 Zähne pro Kieferhälfte; Bezahnung umfaßt etwa die Hälfte der Schädelgröße; Kieferspitzen bezahnt; Zahntypus: flach-kegelig, aufrecht, im Gegensatz zu *Pt. kochi* schlanker und mit schmaler Basis. Nach dem 12. Zahn folgen wesentlich kleinere Zähne, die meist schräg nach vorne gerichtet sind. Unterkiefer gerade, langgestreckt. Vier distale Carpalia. Sternum herzförmig.

Bisher bekannter Größenbereich: Schädelgröße 44–140 mm
PCRW 24,5–90 mm

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2, Solnhofen, Eichstätt.

Material:

Exemplar-Nr.

- 1: Orig. zu H. v. MEYER 1861: 1, Taf. 1, (*Pt. „spectabilis“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Teyler-Museum, Haarlem, Inv. Nr. 10341.
- 2: Orig. zu dieser Arbeit: 20, Abb. 27 G, Taf. 4, Fig. 3–5; Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1968 I 95.
- 3: Orig. zu H. v. MEYER 1859: 29, Taf. 2, Fig. 2–4; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: ? Humboldt-Museum, Berlin.
- 4: Orig. zu COLLINI 1784: 58, Taf. 1; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. AS I 739.
- 5: Orig. zu HOFKER 1921: 344, Taf. 1–2; Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: Rijksmuseum Leiden, Inv. Nr. St. 18184.

Maße: siehe Übersichtstabelle

Ergänzende Beobachtungen am Holotypus

Schädel: Im Gegensatz zu *Pt. kochi* scheint bei *Pt. antiquus*, soweit das am Typusexemplar beobachtet werden kann, das Lacrymale unmittelbar an das Supraorbitale anzugrenzen. Es ist zwischen Praefrontale und Supraorbitale eingeschoben. Zudem ragt das Lacrymale nur geringfügig in die Orbita hinein, während es bei *Pt. kochi* bis über die Orbitamitte herabreicht. Ein Supraorbitale konnte bei *Pt. kochi* nicht nachgewiesen werden, was aber auch durch die Art der Erhaltung bedingt sein kann. Die Abgrenzung und Deutung der übrigen Schädelknochen ist der Abb. 3 zu entnehmen.

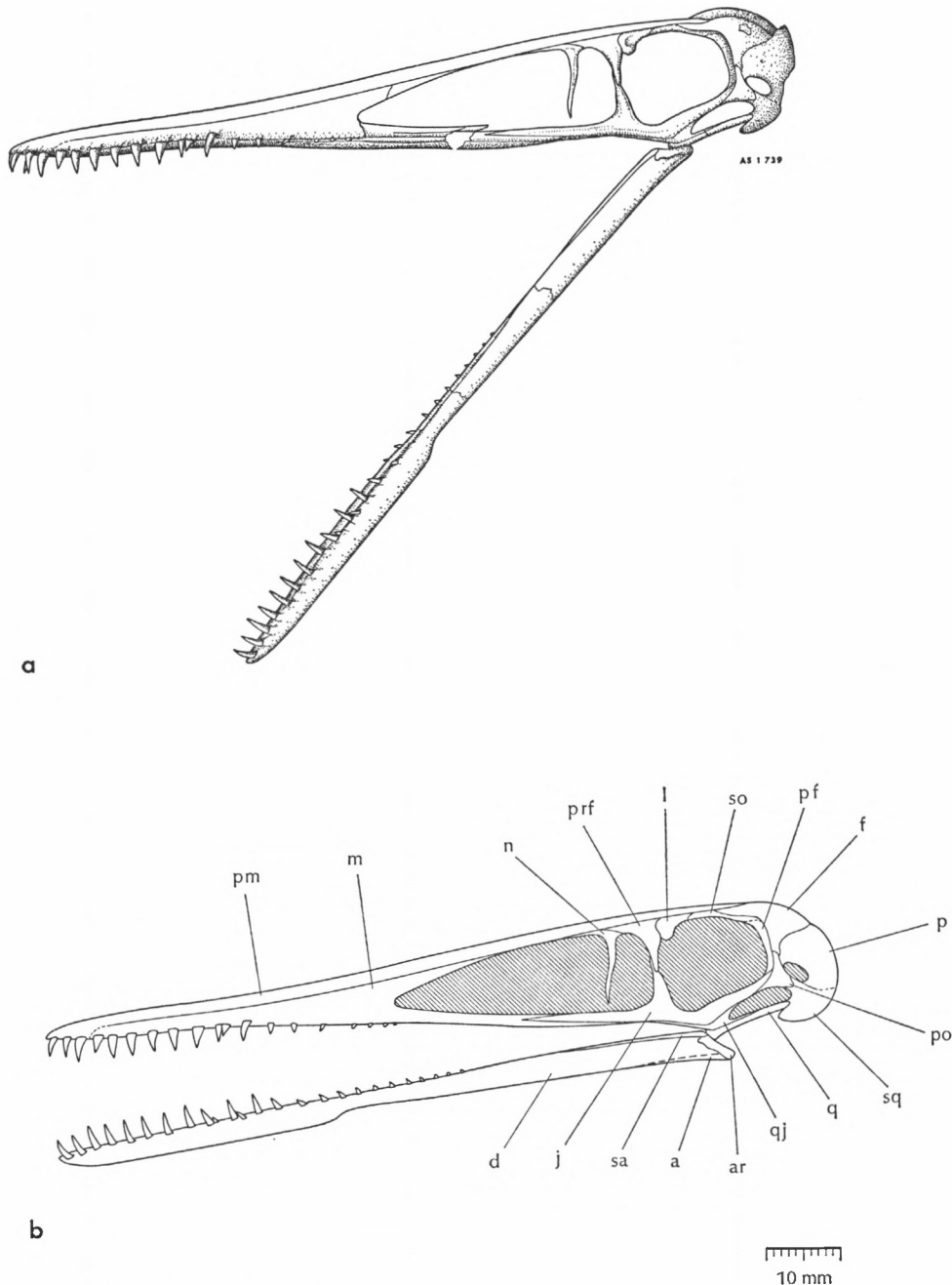


Abb. 3: *Pterodactylus antiquus* (SOEEMMERRING). – Holotypus, Schädel. – a: Fundlage; b: Rekonstruktion; natürliche Größe. Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. AS I 739. (Abkürzungen S. 12)

Wirbelsäule: Das Typusstück von *Pt. antiquus* gehört zu den wenigen Exemplaren, an denen eine genauere Beobachtung der ersten beiden Halswirbel möglich ist. (Abb. 4 A)

Atlas und Epistropheus sind – entgegen der Ansicht ZITTEL's (1890: 776) – nicht verschmolzen. Mit einer Länge von 5 mm ist der Epistropheus bedeutend kürzer als die folgenden, sehr langgestreckten Halswirbel. Seine Neuralcrista ist jedoch höher. Die Postzygapophysen werden von den weit vorspringenden Praezygapophysen des 3. Cervicalwirbels ventral unter-

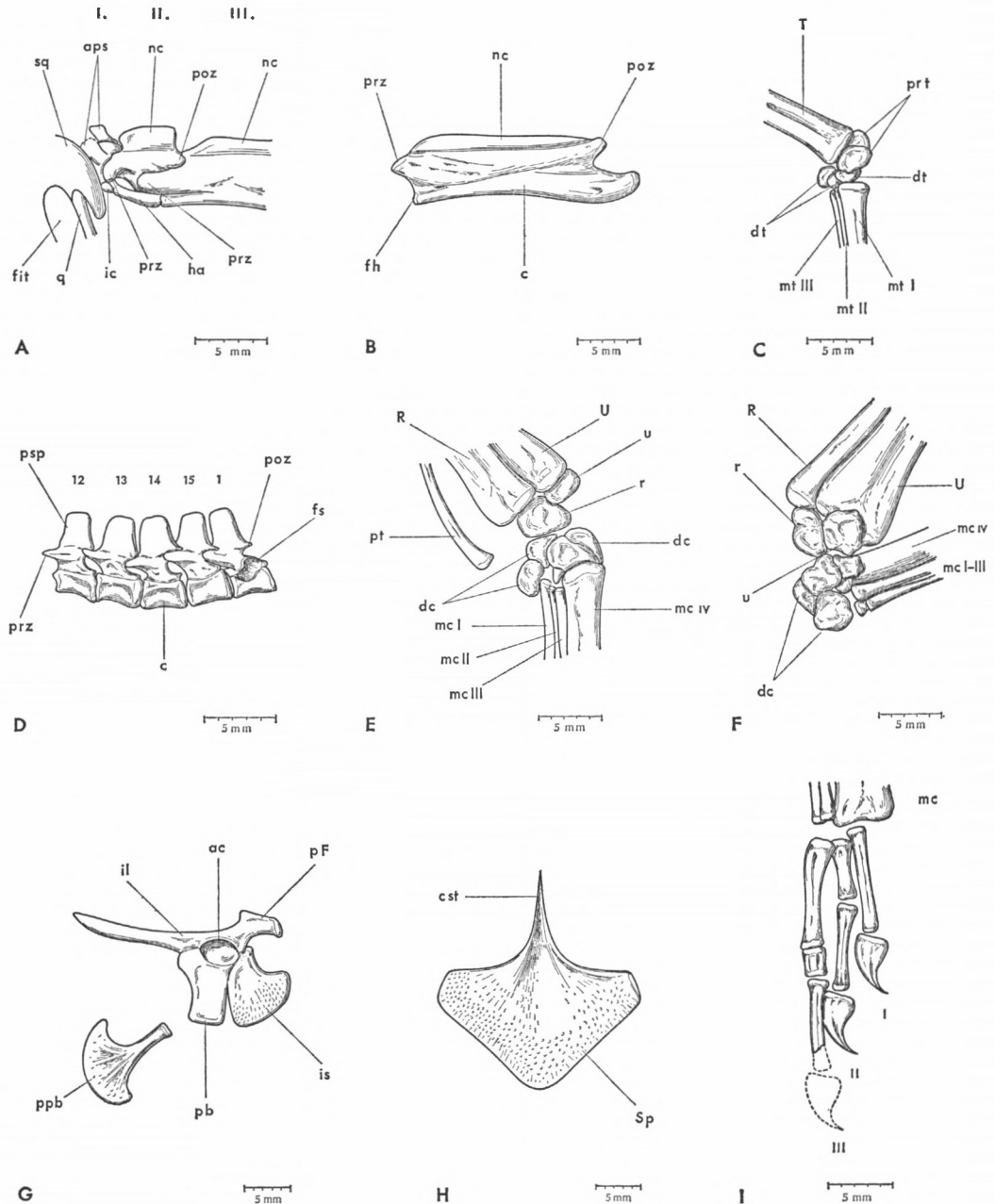


Abb. 4: *Pterodactylus antiquus* (SOEMMERRING). – Holotypus, Skelett-Details. – A: Ansatz der Halswirbelsäule am Schädel; I: Atlas; II: Epistropheus; III: 3. Cervicalwirbel. – B: 4. Cervicalwirbel. – C: Tarsus, links. – D: 12.–15. Rumpfwirbel, 1. Sacralwirbel. – E: Carpus, links. – F: Carpus, rechts. – G: Becken, linke Seite, lateral. – H: Sternum, von median. – I: die drei freien Finger der rechten Hand ohne Flugfinger. (Abkürzungen S. 12)

fangen. Die Praezygapophysen des Epistropheus sind nach ventral gekrümmt. Ihnen liegt der Atlas, zum Teil vom Squamosum verdeckt, eng auf.

An der Dorsalseite des Atlas konnten zwei offenbar divergierende Dornfortsätze freigelegt werden. Ob der Atlas von einem Processus odontoideus des Epistropheus getragen wird, ist nicht zu entscheiden. Dagegen ist ein dreieckiges, ventral zwischen den beiden Wirbeln ein-

geschaltetes Element wohl als Intercentrum zu betrachten, das auch im Kontakt mit einer ventral des Epistropheus gelegenen Hypapophyse steht. Im ganzen ergibt sich ein Atlas-Epistropheus-Komplex, innerhalb dessen wohl weniger Bewegungsmöglichkeit bestand als zwischen den übrigen Halswirbeln.

Die praesacrale Rumpfwirbelsäule (PCRW) umfaßt 15 Wirbel, gegenüber 13 bei *Pt. kochi*. Am Sacrum sind 4, vielleicht sogar 5 Wirbel beteiligt; der Schwanz zählt 16, sich rasch verjüngende Wirbel. Die vier letzten praesacralen Wirbel sind nicht mehr rippentragend und demnach als Lendenwirbel anzusprechen. (Abb. 4 D) Die Sacralwirbel unterscheiden sich von den Lendenwirbeln lediglich durch eine laterale Gelenkfacette zur Aufnahme der kurzen, gedrunghenen Sacralrippen.

Schultergürtel und Vorderextremitäten: Unter dem ausgebrochenen linken Humerus liegt das herzförmige Sternum, eine dünne Knochenplatte mit granulierter Oberfläche. Die Breite beträgt 22,5 mm, die Länge der nach craniad aufsteigenden Cristospina sterni ist nicht feststellbar. (Abb. 4 H)

Auf den ausgezeichnet erhaltenen Carpus der beiden Vorderextremitäten ist bereits DÖDERLEIN (1929a: 61) eingegangen. In der proximalen Reihe sind zwei getrennte Carpalia, Ulnare und Radiale, zu unterscheiden. Wenn DÖDERLEIN (1929a: 62) besonders beim linken Carpus drei distale Carpalia zu sehen glaubte, so hielt er den das Flugfingermetacarpale tragenden Komplex für einen einheitlichen Knochen. Mir scheint jedoch, daß hier ein großes, tiefer liegendes Carpale von einem kleineren überlagert wird, unter dem es zu beiden Seiten hervorragt. Trennfugen sind jedenfalls gut zu sehen. (Abb. 4 E)

Einen noch deutlicheren Hinweis auf vier distale Carpalia liefert indes der rechte Carpus. Infolge der starken Abknickung zwischen Unterarm und Mittelhand wurde die Handwurzel getrennt. Dabei blieb die proximale Reihe mit dem Unterarm, die distale Reihe mit der Mittelhand verbunden. (Abb. 4 F)

Das Vorhandensein von 4 distalen Carpalia bedeutet somit eine Abweichung von der bisher, besonders bei *Pt. kochi*, angetroffenen Ausbildung. (vgl. WELLNHOFER 1968: 107) Becken und Hinterextremität: Die Verbindung zwischen Sacrum und Ilium ist nicht synostisch. Die kurzen Sacralrippen sind weder mit den Wirbeln, noch mit dem Ilium fest verwachsen. Im übrigen herrscht im Bau des Beckens Übereinstimmung mit den bei *Pt. kochi* rekonstruierten Verhältnissen. (Abb. 4 G)

Gut erhalten ist auch der linke Tarsus. Hier lassen sich zwei größere proximale und drei kleinere distale Tarsalia beobachten. (Abb. 4 C) Die vollzählige Fußphalangenformel 2.3.4.5.1 weist das Individuum als adult aus.

Maße des Holotyps

Schädel

Länge	108 mm
Höhe (über Postorbitale)	16
Orbitalänge	15,5
Orbitahöhe, maximal	12,2
Präorbitalänge	6
Präorbitahöhe	11
Narislänge	29
Infratemporalöffnung, Länge	10
Infratemporalöffnung, Höhe	3
Unterkieferlänge	92
UK-Symphyse	40
Anzahl der OK-Zähne	18
Anzahl der UK-Zähne	23

Wirbelsäule

Halslänge (7 Wirbel)	80
Atlas	etwa 3
Epistropheus	5
3. Cervicalwirbel	14
4. Cervicalwirbel	19
5. Cervicalwirbel	20
6. Cervicalwirbel	19
7. Cervicalwirbel	14
Rumpflänge (15 Wirbel)	48
Sacrum (4-5 Wirbel)	15
PCRW	63
Schwanz (16 Wirbel)	21

Schultergürtel und Vorderextremität

Scapulalänge	23			
Coracoidlänge	20			
Humeruslänge	31,5			
Humerus, proximale Breite	14,5			
Radiuslänge	47			
Ulnalänge	47			
Metacarpale IV	35			
Phalangen des 1. Fingers	8,5;	4,5		
Phalangen des 2. Fingers	5,0;	7,2;	4,5	
Phalangen des 3. Fingers	8,8;	2,4;	—	—
Phalangen des 4. Fingers	48,5;	44,2;	37;	28,5
Gesamtlänge des Flugfingers	158,2			

Becken und Hinterextremität

Iliumlänge	24				
Femurlänge	34,7				
Tibiallänge	48,3				
Metatarsale I-V	18,5;	18,5;	16,0;	12;	4,0
Phalangen der 1. Zehe	5,5;	3,5			
Phalangen der 2. Zehe	3,4;	5,3;	3,5		
Phalangen der 3. Zehe	4,4;	1,0;	4,5;	3,5	
Phalangen der 4. Zehe	5,6;	1,0;	0,8;	3,5;	3,0
Phalangen der 5. Zehe	2,2				

Beschreibung eines weiteren Exemplares von *Pt. antiquus*

Exemplar Nr. 2: Taf. 4, Fig. 3-5; Abb. 27 G

Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1968 I 95

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Solnhofen

Maße: siehe Übersichtstabelle

Auf einer 2 cm starken Kalkplatte befinden sich hauptsächlich nur die Abdrücke eines bereits zerfallenden Skeletts (vgl. S. 117). Vom Schädel sind nur der 76 mm lange Unterkiefer, ein disloziertes Postorbitale sowie ein vollständiger, sehr gut erhaltener Scleralring übriggeblieben. Aus der Unterkieferlänge kann auf eine Schädelänge von etwa 90 mm geschlossen werden. Die Halswirbelsäule liegt im Zusammenhang vor und ist stark zurückgekrümmt (vgl. S. 118).

Aus den Größenverhältnissen von Humerus zu Hals- und Schädel ergibt sich trotz der dürftigen Reste eine gesicherte Zuordnung zu *Pt. antiquus*. Die postcervicale Wirbelsäule ist zerfallen und kann deshalb als Größenmaßstab nicht herangezogen werden.

Was dieses Exemplar bemerkenswert macht, ist der gut erhaltene Scleralring, sowie die Möglichkeit, daß von einem Zahn des Unterkiefers und einer Flugfingerphalange Dünnschliffe angefertigt werden konnten, die neue Erkenntnisse über deren Feinstruktur lieferten.

Der Scleralring ist von der Innenseite zu sehen. Er umschließt eine kreisrunde Öffnung von 5,5 mm Durchmesser. Der Innenrand des Ringes ist hochgebogen, d. h. er war in Lebendlage nach median eingestülpt. Insgesamt können 14, äußerst dünne Knochenplättchen festgestellt werden, die sich kulissenartig überlappen. Die Art dieser Überdeckung läßt eine Symmetrieachse erkennen, zu deren beiden Seiten eine spiegelbildliche Anordnung der Plättchen besteht. (Taf. 4, Fig. 3)

Ein Knochenbruchstück der zweiten Flugfingerphalange wurde isoliert und davon ein Längs- und ein Querschliff angefertigt. Die Phalange besitzt einen Querschnitt in Form eines ventral abgeflachten Ovals, dessen Längsachse 2,0 mm und dessen kurze, dorsoventral verlaufende Achse 1,1 mm lang ist. Der innere Hohlraum hat ellipsenförmigen Querschnitt mit 0,9 bzw. 0,45 mm langen Achsen. Daraus resultiert eine Wandstärke von 0,55 bis 0,35 mm. (Taf. 4, Fig. 5)

Im Längsschnitt erkennt man einen parallelfaserigen Aufbau des Röhrenknochens aus kollagenen Fibrillenbündeln, wie er an die Verhältnisse bei Vögeln erinnert. Zwischen den in Längsrichtung angeordneten Knochenkörperchen sind langgestreckte Kanikuli eingestreut, die untereinander nicht in Verbindung stehen. Meist schräg zur Oberfläche des Knochens verlaufen, in größerem Abstand als die Kanikuli, Havers'sche Kanäle mit einem Lumen von etwa 0,01 mm. Wie im Querschnitt ersichtlich, wird der Knochen ziemlich gleichmäßig mit einer Maschenweite von etwa 0,1 mm von diesen Gefäßen durchzogen.

Ferner ist zu beobachten, daß die Havers'schen Kanäle an der Oberfläche münden und von hier aus schräg nach innen und wahrscheinlich spiralig um die Längsachse des Knochens verlaufen; denn im Längsschnitt sind sie immer nur ein kurzes Stück sichtbar, was nur dadurch zu erklären ist, daß sie zur Achse nicht parallel liegen. Im Querschnitt ist außerdem ein konzentrisch lamellärer Aufbau zu beobachten.

Im ganzen sind weitgehende Übereinstimmungen mit der Feinstruktur von *Pteranodon*-Flugfingerphalangen vorhanden. (vgl. SEITZ 1907: 350, Taf. 22, Fig. 67–68)

Der Querschnitt eines Unterkieferzahnes zeigt, daß er lateral komprimiert und mit gerundeten Kanten versehen ist. (Taf. 4, Fig. 4) Von einer schmalen, schlitzförmigen Pulpahöhle ausgehend durchsetzen feinste Strukturen radialstrahlig das Dentin. Sie divergieren, räumlich gesehen, von unten innen nach oben außen, wie aus einem allerdings nur unvollständigen Längsschliff geschlossen werden kann. Außen wird der Zahn von einer dünnen Schmelzschicht umgeben, die sich besonders im polarisierten Licht scharf vom Dentin abhebt.

Bemerkungen:

Das im Teyler-Museum in Haarlem aufbewahrte, gut erhaltene Skelett von *Pt. „spectabilis“* (Nr. 1) muß als Jugendexemplar von *Pt. antiquus* betrachtet werden. Auf den jugendlichen Zustand weist das unvollkommen verknöcherte Fußskelett hin. H. v. MEYER (1861: 9) stellte an der 3. Zehe drei Glieder fest, die 4. Zehe hielt er für fünfgliedrig. Bei meiner Untersuchung des Originals in Haarlem kam ich jedoch zu der Überzeugung, daß an der 4. Zehe ebenfalls nur 3 Phalangen vorhanden sind. Daraus ergibt sich eine Fußphalangenformel von dem jugendlichen Typus 2.3.3.3.1. Die graphische Darstellung des allometrischen Wachstums von

Schädel und Hals (Abb. 21) macht eine spezifische Übereinstimmung mit *Pt. antiquus* ebenso deutlich wie die Schädelform und der senkrecht zum Maxillare-Unterrand verlaufende Nasalefortsatz.

ZITTEL (1882: 77) und ihm folgend PLIENINGER (1901: 76) waren geneigt, *Pt. „spectabilis“* mit *Pt. elegans* in Beziehung zu bringen. Wie aber bereits WIMAN (1925: 21) darlegte, ist dieser durch einen wesentlich kürzeren Schädel unterschieden. Die im Vergleich zur PCRW größere Schädel- und Halslänge erlauben es auch, *Pt. „spectabilis“* von *Pt. kochi* zu trennen. Jugendexemplare von *Pt. kochi* mit gleicher PCRW-Länge weisen eine Schädellänge von nur 27 mm auf gegenüber 44 mm bei *Pt. „spectabilis“*.

Es ist anzunehmen, daß das Orig. zu HOFKER (1921) (Nr. 5) ebenfalls hierhergehört. Leider können die Längenmaße von Schädel, Hals und Rumpf nicht exakt ermittelt werden. In den übrigen Proportionen sowie in der Art der Bezahnung besteht jedoch Übereinstimmung. Abweichend vom Typus sind hier die ersten beiden Flugfingerphalangen fast gleich lang und etwas kürzer als die Ulna. Das bewog WIMAN (1925: 20 u. 34), das Exemplar mit seinem *Pt. „westmani“* zu vereinigen. Die genannten Abweichungen fallen aber m. E. in die Variabilität der Art und können nicht zur Artabgrenzung herangezogen werden. Es handelt sich immerhin um das größte bekannte Individuum von *Pt. antiquus* mit einer rekonstruierbaren Schädellänge von 140 mm und einer Flügelspannweite von rund 700 mm. *Pt. „spectabilis“* ist das kleinste Tier dieser Art mit 44 mm Schädellänge und etwa 250 mm Spannweite.

Auch das Orig. zu H. v. MEYER (1859: 29, Taf. 2, Fig. 2–4) (Nr. 3) stimmt in den Maßen der Langknochen und in der Bezahnung sehr gut mit *Pt. antiquus* überein. Nach H. v. MEYER liegen nur Extremitätenfragmente, Teile der Wirbelsäule, Sternum und Unterkiefer vor.

Bereits von BROILI (1912: 500) wurde gefordert, daß der durch v. MEYER (1859: 31) als *Pt. longirostris* und später von ihm (1861: 470) als neue Art, *Pt. pulchellus*, bezeichnete Flugsaurier zu *Pt. micronyx* zu stellen sei. (vgl. S. 45)

Mit *Pt. antiquus* kann das unter diesem Namen beschriebene Original zu ABEL (1925) nicht vereinigt werden. Es ist vor allem wegen des relativ kürzeren Schädels und Halses als ein *Pt. kochi* zu betrachten. (vgl. S. 34)

Auch das Original zu v. HUENE (1951: 5), *Pt. „antiquus“*, ist ein *Pt. kochi*, wie schon früher gezeigt werden konnte. (vgl. WELLNHOFER 1968: 123)

Pterodactylus kochi (WAGNER, 1837)

Abb. 5; Taf. 2, Fig. 1–4; Taf. 3, Fig. 1–3; Taf. 4, Fig. 1, 2, 6; Taf. 5, Fig. 1–2; Taf. 6, Fig. 2–3; Taf. 7, Fig. 1

- v* 1837 *Ornithocephalus kochii*. – WAGNER, Neuentd. *Ornithoc.*, S. 165, 1 Taf., „KOCH'sche Platte“, (Nr. 23)
- v 1842 *Pterodactylus meyeri*. – H. v. MEYER, MÜNSTER's Beitr. Petrefactenk., H. 5, S. 24, Taf. 7, Fig. 2, (Nr. 8)
- v 1842 *Pterodactylus meyeri*. – MÜNSTER, N. Jb. Min., S. 35, (Nr. 8)
- v 1850 *Pterodactylus scolopaceps*. – H. v. MEYER, N. Jb. Min., S. 199, (Nr. 15)
- v 1859 *Pterodactylus scolopaceps*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 33, Taf. 1, Fig. 2, (Nr. 15)
- v 1859 *Pterodactylus kochi*. – H. v. MEYER, ebenda, S. 35, Taf. 3, Fig. 1, „OBERNDORFER'sche Platte“, (Nr. 23)
- v 1859 *Pterodactylus kochi*. – H. MEYER, ebenda, S. 38, Taf. 3, Fig. 2, (Nr. 13)
- v 1859 *Pterodactylus meyeri*. – H. v. MEYER, ebenda, S. 56, Taf. 4, Fig. 2–3, (Nr. 8)
- v 1874 *Pterodactylus kochi* WAGN. – WINKLER, *Pt. kochi* Mus. Teyler, S. 1, 2 Abb., (Nr. 7)
- v 1882 *Pterodactylus elegans* WAGNER. – ZITTEL, Über Flugsaurier, S. 76, (Nr. 7)

- v 1882 *Pterodactylus kochi* Wagler. – ZITTEL, ebenda, S. 64, Taf. 13, Fig. 1, (Nr. 13)
 1882 *Pterodactylus kochi* Wagler. – ZITTEL, ebenda, S. 66, (Nr. 18)
 1882 *Pterodactylus scolopaceps* H. v. MEYER. – BEYRICH in ZITTEL, ebenda, S. 69, (Nr. 14)
 v 1925 *Pterodactylus elegans* WAGNER. – WIMAM, *Pt. Westmani*, S. 21, (Nr. 7)
 v 1925 *Pterodactylus Westmani* n. sp. – WIMAM, ebenda, S. 26, Taf. 1, (Nr. 24)
 1925 *Pterodactylus antiquus* (Sömmerring, 1812). – ABEL, On a Skeleton, S. 1, Fig. 1–4, (Nr. 20)
 v 1925 *Pterodactylus elegans* Wagner. – BROILI, *Pt.* mit Flughaut, S. 23, Taf. 1–3, (Nr. 11)
 v 1929 *Pterodactylus cormoranus* n. sp. – DÖDERLEIN, *Pt.* mit Kehlsack, S. 65, Taf. 3, (Nr. 25)
 v 1938 *Pterodactylus scolopaceps* H. v. MEYER. – BROILI, Beobachtungen an *Pt.*, S. 139, Taf. 1–3, (Nr. 21)
 1941 *Pterodactylus elegans* Wagner. – EDINGER, Brain of *Pt.*, S. 665, Taf. 1, (Nr. 10)
 v 1951 *Pterodactylus kochi* WAGLER 1837. – v. HUENE, Zwei Exempl., S. 1, Taf. 1–2, (Nr. 12)
 v 1951 *Pterodactylus antiquus* SÖMMERING 1812. – v. HUENE, ebenda, S. 5, Taf. 3, (Nr. 22)
 v 1964 *Pterodactylus*. – HÖLDER & STEINHORST, Urwelt, S. 98, Abb. 110, (Nr. 26)
 1968 *Pterodactylus scolopaceps* H. v. MEYER. – A.H. MÜLLER, Paläozoologie III, Teil 2, S. 364, Abb. 426, (Nr. 14)
 v 1968 *Pterodactylus kochi* (WAGNER 1837). – WELLNHOFER, *Pt. kochi*, S. 97, Taf. 8–9, (Nr. 23)
 v non 1901 *Pterodactylus kochi* WAGLER. – PLIENINGER, Beitr. Kenntn. Flugs., S. 65, Taf. 4, (Nr. 61); (= *Germanodactylus cristatus* (WIMAM))
 v non 1964 *Germanodactylus kochi* (Wagler). – YOUNG, New Pterosaurian, S. 251, (Nr. 61); (= *Germanodactylus cristatus* (WIMAM))
 v non 1967 *Diopcecephalus kochi* (Wagler). – O. KUHN, Pterosauria, S. 34, (Nr. 61); (= *Germanodactylus cristatus* (WIMAM))

Holotypus: Taf. 2, Fig. 1–3;

Orig. zu A. WAGNER 1837, S. 165, Taf. 1 und Orig. zu H. v. MEYER 1859, S. 35, Taf. 3, Fig. 1 (Platte und Gegenplatte). Neubeschreibung bei WELLNHOFER 1968, S. 101–113, Taf. 8–9, Text-Abb. 1–5. Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München, Inv. Nr. AS XIX 3; Gegenplatte: Senckenberg-Museum Frankfurt a.M., Inv. Nr. R 404.

Stratum typicum: Nach der Gesteinsbeschaffenheit dürfte die Platte aus dem von RUTTE (1962: 74) als „Papierschiefer“ (Malm Zeta 1b) ausgeschiedenen Horizont stammen. v. FREYBERG (1968: 11) setzt diesen altersgleich mit den Mörsheimer Schichten (Malm Zeta 3 sensu v. FREYBERG).

Locus typicus: Kelheim, etwa 1 km nördlich

Maße des Holotypus: Übersichtstabelle; WELLNHOFER 1968: 112.

Diagnose: Mittelgroße Art der Gattung *Pterodactylus* mit einer relativen Hals- und Schädel-länge, die zwischen der von *Pt. micronyx* und *Pt. antiquus* liegt. Metacarpus kürzer als bei *Pt. micronyx*. Nasopraeorbitalfenster deutlich länger als die Orbita. Nasalefortsatz schräg nach vorn gerichtet, keine vollständige Trennung zwischen Naris und Praeorbitallücke. Bezahnung von den Kieferspitzen bis weit unter die Nares reichend; sie nimmt 50–60% der Schädel-länge ein. Anzahl der Zähne bei adulten Tieren 15–20 pro Kieferhälfte, davon 3–4 Praemaxillärzähne. Zahntypus: kurz, gedrungen mit breiter Basis, aufrecht stehend. Vordere Zähne leicht gekrümmt und nach vorne gerichtet. Die hinteren Zähne sehr klein. Querschnitt an der Basis oval. Oberfläche glatt. Quadratum geneigt.

Bisher bekannter Größenbereich: Schädel 23,0–113,5 mm

PCRW 20,0–81 mm

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2; Solnhofen, Mörsheim, Schernfeld, Eichstätt, Wintershof, Zandt. Mörsheimer Schichten, Malm Zeta 3; Kelheim.

Material:

Exemplar-Nr.:

- 6: Orig. zu dieser Arbeit: 25, Abb. 5, Taf. 4, Fig. 2; Fundort: Schernfeld; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1967 I 276; juvenil.
- 7: Orig. zu WINKLER 1874: 1, 2 Abb., diese Arbeit: Taf. 4, Fig. 1; Fundort: Schernfeld; Aufbewahrung: TEYLER-Museum Haarlem, Inv. Nr. 13 105; juvenil.
- 8: Orig. zu H. v. MEYER 1842: 24, Taf. 7, Fig. 2, (*Pt. „meyeri“*); Fundort: Kelheim; Aufbewahrung: Brit. Museum London, Inv. Nr. 42 736; juvenil.
- 9: Orig. zu dieser Arbeit: 27, Abb. 6, Taf. 6, Fig. 2–3; Fundort: Workerszell; Aufbewahrung: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt, Inv. Nr. 29 III 1950; juvenil.
- 10: Orig. zu EDINGER 1941: 665, Taf. 1, (*Pt. „elegans“*); Fundort: „Solnhofen“; Aufbewahrung: Mus. Comp. Zoology Cambridge, USA, Inv. Nr. 1503.
- 11: Orig. zu BROILI 1925: 23, Taf. 1–3, (*Pt. „elegans“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1924 V 1.
- 12: Orig. zu v. HUENE 1951: 1, Taf. 1–2, diese Arbeit: Taf. 2, Fig. 4; Fundort: Zandt; Aufbewahrung: Senckenberg-Museum Frankfurt a.M., Inv. Nr. R 4072.
- 13: Orig. zu ZITTEL 1882: 64, Taf. 13, Fig. 1, diese Arbeit: Taf. 3, Fig. 1–2; Fundort: „Solnhofen“; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1878 VI 1.
- 14: Beleg zu BEYRICH in ZITTEL 1882: 69; Orig. zu A.H. MÜLLER 1968: 364, Abb. 426, (*Pt. „scolopaciceps“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Paläont. Mus. der Humboldt-Univ. Berlin.
- 15: Orig. zu H. v. MEYER 1859: 33, Taf. 1, Fig. 2, (*Pt. „scolopaciceps“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. AS V 29.
- 16: Beleg zu dieser Arbeit: 31; Fundort: Wintershof; Aufbewahrung: Phil. Theol. Hochschule Eichstätt, Inv. Nr. 1962. 148.
- 17: Fundort: „Solnhofen“; Aufbewahrung: Sammlung F. MÜLLER, Solnhofen. (jetzt Gemeinde)
- 18: Beleg zu ZITTEL 1882: 66; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: verloren (früher München).
- 19: Fundort: Obereichstätt; Aufbewahrung: Sammlung E. Schöpfl, Obereichstätt.
- 20: Orig. zu ABEL 1925: 1, Fig. 1–4, (*Pt. „antiquus“*); Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: American Museum New York, Inv. Nr. 1942.
- 21: Orig. zu BROILI 1938: 139, Taf. 1–3, (*Pt. „scolopaciceps“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1937 I 18.
- 22: Orig. zu v. HUENE 1951: 5, Taf. 3, (*Pt. „antiquus“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Senckenberg-Museum Frankfurt a.M., Inv. Nr. R 4074.
- 23: Orig. zu A. WAGNER 1837: 165, 1 Taf.; diese Arbeit: Taf. 2, Fig. 1–3; Holotypus; Fundort: Kelheim; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. ASXIX 3 (Platte) und Senckenberg-Museum Frankfurt a.M., Inv. Nr. R 404 (Gegenplatte).
- 24: Orig. zu WIMAN 1925: 26, Taf. 1, (*Pt. „westmani“*); Fundort: Mörsenheim; Aufbewahrung: Paläont. Inst. Univ. Uppsala.
- 25: Orig. zu DÖDERLEIN 1929b: 65, Taf. 3, (*Pt. „cormoranus“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1929 I 18.
- 26: Orig. zu HÖLDER & STEINHORST 1964: 98, Abb. 110; diese Arbeit: 31, Taf. 3, Fig. 3; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt.

- 27: Fundort: Schernfeld; Aufbewahrung: Augustana College Rock Island, Illinois (USA), Platte; Sammlung F. MÜLLER Solnhofen, Gegenplatte.
 28: Orig. zu dieser Arbeit: 32, Abb. 23 C, Taf. 5, Fig. 1–2; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1883 XVI 1.

Maße: siehe Übersichtstabelle

Beschreibung weiterer Exemplare von *Pt. kochi*

Exemplar Nr. 6: Abb. 5; Taf. 4, Fig. 2

Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1967 I 276

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Schernfeld bei Eichstätt

Erhaltungszustand: Das Skelett, im natürlichen Zusammenhang, liegt mit seiner linken Körperseite der Kalkplatte auf. Nur wenige Knochen sind vollkörperlich erhalten. Die meisten hinterließen lediglich scharfe Eindrücke, so daß die Gegenplatte, die leider nicht bekannt ist, weit mehr zu bieten hätte.

Trotzdem handelt es sich bei diesem Stück um eine Besonderheit, da es der kleinste Flugsaurier mit ausgesprochen jugendlichen Merkmalen ist, der bisher aus den Solnhofener Plattenkalken bekannt wurde.

Schädel: Vom 23 mm langen Schädel sind nur wenige Knochenreste überliefert. Infolge der starken Verdrückung bietet die Orientierung einzelner Elemente Schwierigkeiten. Die Ansicht ist von dorsal, jedoch sind beide Hälften des Craniums nach einer Seite umgeklappt. Der Unterkiefer liegt in situ, die Schnauze ist geschlossen.

Im Oberkiefer lassen sich 12 Zähne bzw. ihre Abdrücke feststellen. Die letzten drei sind sehr klein, die übrigen, im Maxillare sitzenden, kegelförmig und gerade; drei befinden sich im Praemaxillare und sind schräg nach vorne gerichtet. Die Praemaxillo-Maxillarnäht ist deutlich. Im einzelnen können unterschieden werden: beide Jugale mit schlankem, nach oben geschwungenen Fortsatz; er wird berührt von einem nach unten ragenden Praefrontale-Fortsatz. Ein Knochenstück am hinteren Oberrand der Orbita ist wohl als Fragment des Postfrontale aufzufassen.

Die Länge der Orbita beträgt 7 mm, die Höhe etwa 4 mm. Ein Millimeter vor dem Praefrontale-Fortsatz ist ein Fortsatz des Nasale zu beobachten, der unvollständig eine Praeorbitalöffnung abtrennt. Die etwa 3 mm langen Nares sind schmal und spitz dreieckig. Hinter der Orbita finden sich stark konkave Eindrücke der Schädelknochen, die das Telencephalon und das Mesencephalon überwölbt. Gegenüber den Hinterenden der Mandibeläste sind die Eindrücke je eines kräftigen Quadratus zu erkennen. Dazwischen liegen Reste der Hyoidbögen und des Munddaches.

Die Länge des Unterkiefers beträgt 16 mm; der maximale Abstand der beiden Äste 4 mm, die Symphysenlänge 6 mm.

Wirbelsäule: Die etwas zurückgekrümmte, 16 mm lange, aus 7 Wirbeln bestehende Halswirbelsäule setzt im rechten Winkel am Schädel an. Den 14 Rumpfwirbeln schließen sich vermutlich noch 4 Sacralwirbel an. Die ersten 11 Rumpfwirbel sind rippentragend, vorne zweiköpfig, nach hinten eher einköpfig werdend. Sie nehmen an Stärke und Länge nach hinten gleichmäßig ab. Die Schwanzwirbelsäule ist nicht erhalten.

An der ventralen Seite liegen die Eindrücke von 18 fadenförmigen, 7 mm langen Knochenstangen des Parasternums. Es sind gleichartige Elemente, also ohne geknickte Mittelstücke, die zu je 3 in 6 Bögen hintereinander angeordnet das Gastralskelett zusammensetzen.

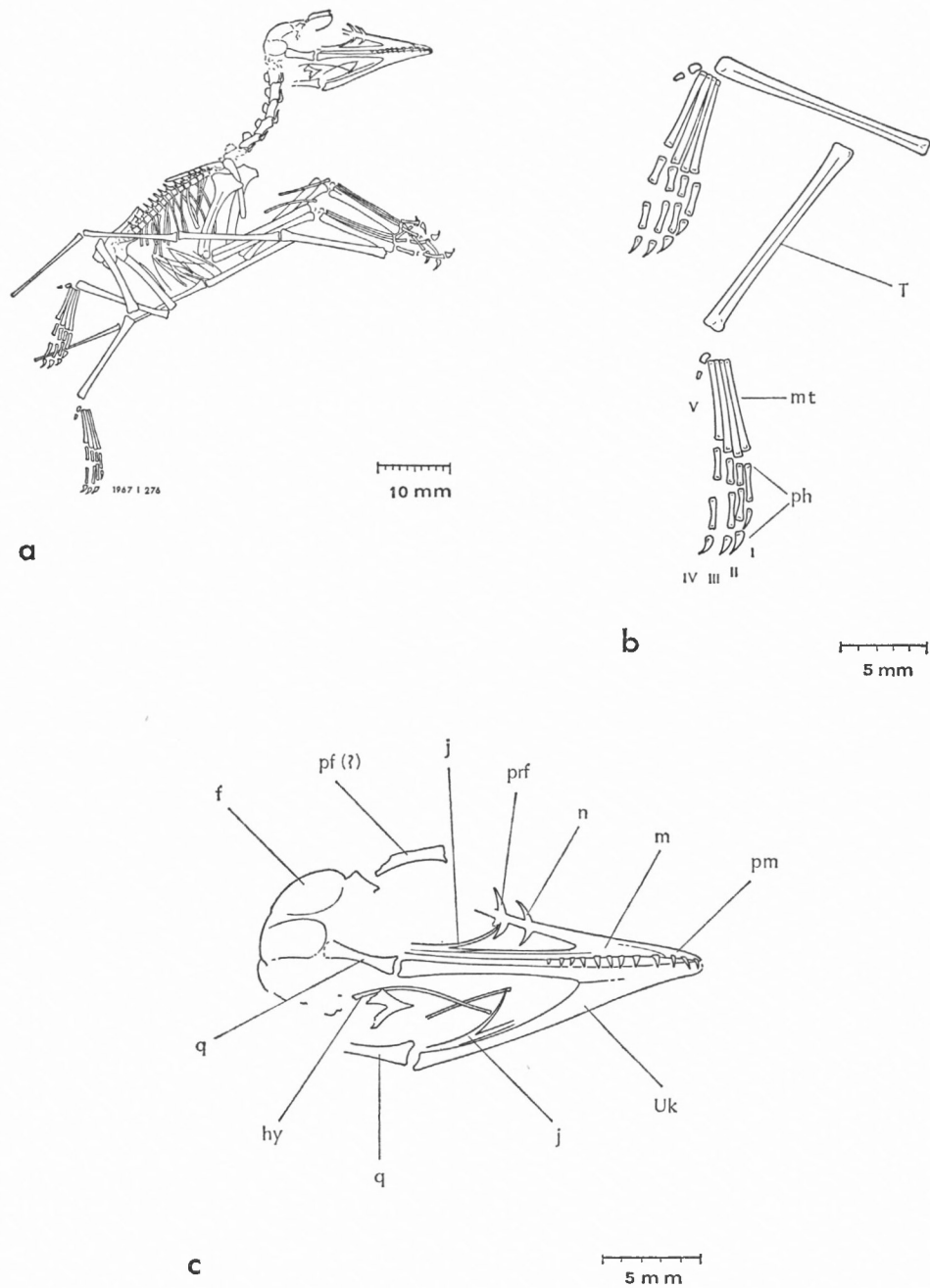


Abb. 5: *Pterodactylus kochi* (WAGNER). – Juveniles Exemplar (Nr. 6), Ob. Malm, Schernfeld. – a: Skelett in Fundlage, natürliche Größe. – b: Tibiae und Füße, vergrößert; man beachte die Phalangenformel 2.3.3.3.1. – c: Schädel in Fundlage, vergrößert. – Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1967 I 276. (Abkürzungen S. 12)

Schultergürtel und Vorderextremität: Die Scapula reicht vom 1. bis zum 8. Rumpfwirbel und ist etwa 8 mm lang. Rechtwinkelig gelenkt an ihr vorderes Ende das etwas stärkere aber ebenso lange Coracoid. Eindeutige Reste des Sternums sind nicht vorhanden.

Die Länge des Humerus beträgt 12,3 mm, seine proximale Breite 4,5 mm. Radius und Ulna sind von gleicher Länge (15,5 mm). Sie schließen mit dem Humerus einen spitzen Winkel ein.

Der Carpus hinterließ keine Eindrücke, jedoch entspringt an seiner radialen Seite ein 7,3 mm langes Pteroid. Die Länge des Metacarpus beträgt 10,5 mm. Das Flugfingermetacarpale übertrifft die übrigen Metacarpalia an Stärke etwa um das Fünffache.

Etwas disloziert liegen die kleinen krallentragenden Finger; stark abgewinkelt gelenkt der Flugfinger an das Metacarpale IV.

Becken und Hinterextremität: Die Pelvisknochen sind ebenfalls nur in ihren Abdrücken überliefert. Die beiden 6 mm langen Ilia divergieren von dorsal gesehen gabelartig nach craniad. Ihre Enden sind hier etwa 3,5 mm voneinander entfernt. Erkennbar sind caudad noch die beiden Ischia. Nicht zu beobachten sind die Praepubes, die wahrscheinlich vom linken Femur verdeckt sind.

Die 11 mm langen Femora sind leicht gekrümmt. Ihre mittlere Schaftbreite beträgt 1 mm. Die Tibiae sind 13,3 mm lang und gerade gestreckt.

Wie der Carpus, so fehlt auch der Tarsus, ein Zeichen dafür, daß die Verknöcherung des Basipodiums noch nicht so weit fortgeschritten war, um erhaltungsfähige Reste zu hinterlassen. Neben der Phalangenformel ist dies ein deutlicher Hinweis auf das jugendliche Alter des Individuums.

Die langgestreckten Metatarsalia I–IV liegen eng beisammen, wobei das Mt IV kürzer aber etwas kräftiger ist. Ganz kurz ist das Metatarsale V mit einem stummelförmigen, nicht bekrallten Glied. Die Phalangenformel lautet: 2.3.3.3.1 und ist somit von sehr jugendlichem Typus. (vgl. S. 92)

Exemplar Nr. 9: Abb. 6; Taf. 6, Fig. 2–3

Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt, Inv. Nr. 29 III 1950

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt

Erhaltungszustand: Das Skelett ist vollständig und befindet sich im natürlichen Zusammenhang. Das Tier lag mit seiner rechten Seite der Sedimentoberfläche auf. Obwohl sich die Knochen farblich kaum von der Platte abheben, treten sie doch im Halbreliet scharf hervor. Schräg über die Platte verläuft eine 0,7 mm breite, kalziterfüllte Kluft, die bei der Längenmessung einzelner Knochen zu berücksichtigen war.

Schädel: Mit 25,7 mm Schädellänge gehört das Exemplar zu den kleinsten, die bekannt sind. Die relativ große Orbita weist das Individuum als jugendlich aus. Sie nimmt mit 9 mm Länge ein gutes Drittel der Schädellänge ein. In ihrem Zentrum liegt ein unversehrter Scleralring, dessen ungefähr 15 sich überlappende Knochenplättchen ein kreisrundes Feld von 3 mm Durchmesser umschließen.

Begrenzt wird die Orbita unten und vorne vom Jugale, das nach oben einen dünnen Fortsatz entsendet. Hinter diesem nimmt oben ein breites Lacrymale die vordere Begrenzung ein. An der hinteren Umräumung der Augenhöhle nehmen offenbar das Frontale und das dreistrahlige Postorbitale teil. Hinter diesem befindet sich das Mesencephalon mit 4 mm Länge, das wohl vom Parietale bedeckt wurde. Zwischen dem Telencephalon und dem Mesencephalon verläuft eine tiefe Einschnürung, in dessen Zwickelfüllung nach EDINGER (1941: 673) ein relativ kleines Cerebellum (Kleinhirn) zu lokalisieren wäre.

Die untere Schläfenöffnung wird oben vom Postorbitale und einem nur fragmentär erkennbaren Quadratojugale, unten vom relativ kräftigen, vorne keulenförmigen Quadratum umschlossen.

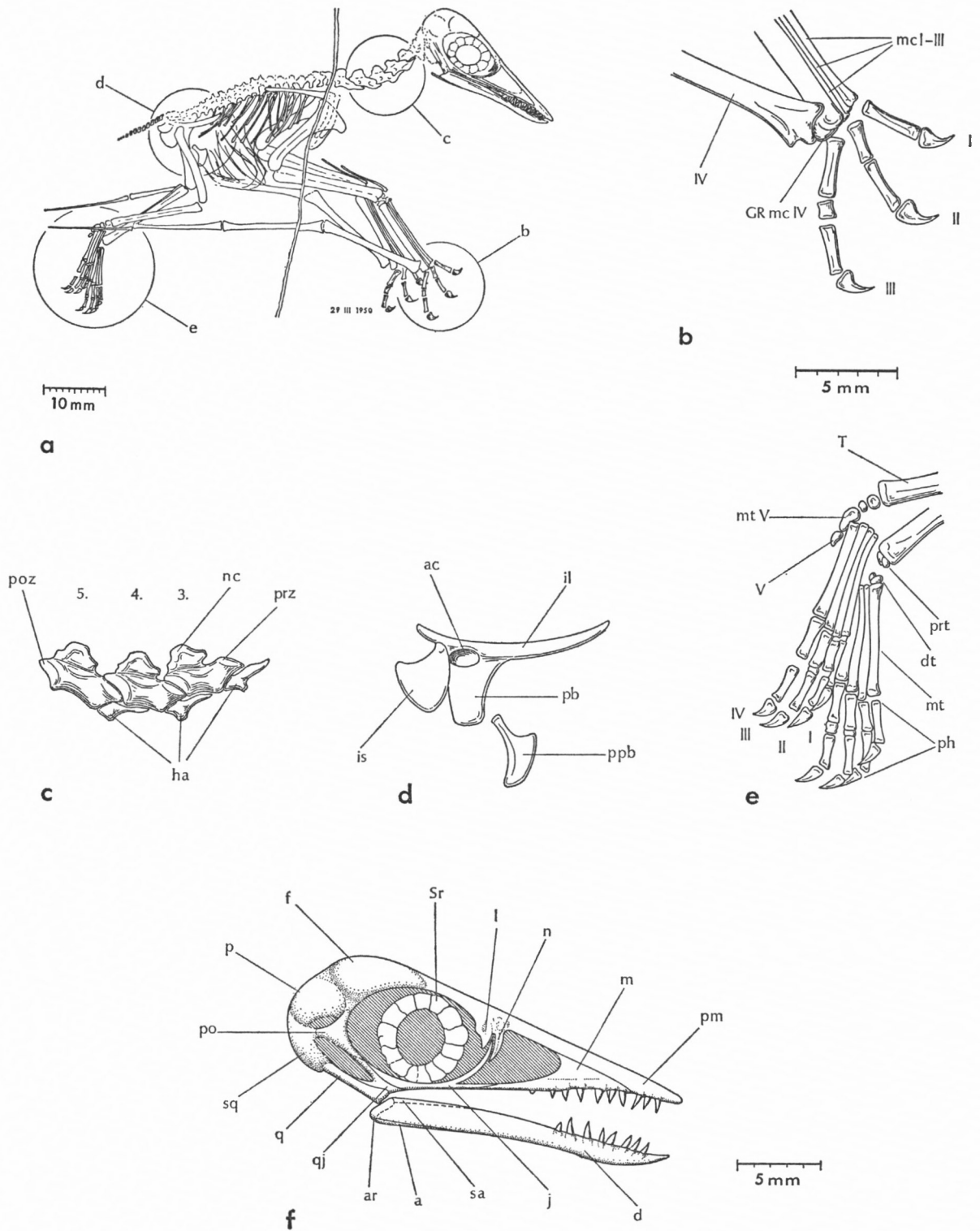


Abb. 6: *Pterodactylus kochi* (WAGNER). – Juveniles Exemplar (Nr. 9), Ob. Malm, Eichstätt. – a: Skelett in Fundlage, natürliche Größe. – b: die drei freien Finger der rechten Hand mit 1. Phalange des Flugfingers, vergrößert. – c: 3.–5. Cervicalwirbel von lateral, vergrößert. – d: Becken, rechte Seite, lateral, vergrößert. – e: Füße in Fundlage, vergrößert. – f: Schädel, Rekonstruktion, vergrößert. – Phil.-Theologische Hochschule Eichstätt, Inv. Nr. 29 III 1950. (Abkürzungen S. 12)

Eine Praeorbitallücke wird nicht abgetrennt. Der Nasalefortsatz ist hier kürzer und eng an den Jugalefortsatz angeschmiegt. So besteht vor der Orbita nur ein, 6 mm langer, dreieckiger Durchbruch, die Nasopraeorbitalöffnung. Diese ist vorne und oben vom Maxillare und Jugale, hinten vom Jugalefortsatz bzw. dem sich daran anschließenden Nasalefortsatz umschlossen.

Die Praemaxillo-Maxillarnaht ist deutlich ausgeprägt. Die vordersten 1,5 mm des Praemaxillare sind unbezahnt, dann folgen drei spitze, kegelförmige, gerade Zähne. Das Maxillare enthält noch weitere 7 Zähne von gleicher Ausbildung.

Unter- und Oberkiefer sind fest geschlossen, so daß beide Zahnreihen alternierend ineinandergreifen. Die vorderste Spitze des Dentale ist ebenfalls zahnlos. Im Unterkiefer sitzen pro Kieferhälfte 9 gerade Zähne; lediglich die drei ersten sind leicht nach vorne geneigt. Bei 18,7 mm Unterkieferlänge entfallen etwa 6 mm auf die Symphyse. Die abgeschrägte Hinterseite wird von einem Articulare eingenommen, das ein kräftiges Widerlager zum verbreiterten Quadratum darstellt. An der Unterseite läßt sich hinten ein sehr schmales Angulare erkennen, das nach 5 mm am Dentale-Unterrand auskeilt. Das Surangulare ist nur undeutlich abzugrenzen. Hinter dem Articulare kommen die Enden der beiden Hyoidbögen zum Vorschein.

Wirbelsäule: Die schwach zurückgekrümmte Halswirbelsäule setzt senkrecht am Hinterhaupt an. Im Bereich von Atlas und Epistropheus verhindern Kalkspatinkrustationen eine Beobachtung. Die übrigen 5 Cervicalwirbel erreichen je 3,5 mm Länge und besitzen eine 1,5 mm hohe Neuralcrista. Die Praezygapophysen springen mehr seitlich zangenartig vor, während die Postzygapophysen schräg nach außen gerichtet sind und über diesen liegen. Die Gelenkfläche zwischen den Zygapophysenpaaren verläuft schräg zur Wirbelkörperachse von caudo-dorsal nach cranio-ventral. Die Centra weisen in der Mitte eine starke Einschnürung auf. Ventral setzen vorne an den Wirbelkörpern kräftige, mit diesen synostisch nicht verbundene Hypapophysen an, die weit unter den vorhergehenden Wirbel nach craniad vorragen.

Die Rumpfwirbelsäule umfaßt 14 Wirbel, das Sacrum dürfte aus 4 Wirbeln bestanden haben. Auch hier tragen nur 11 Rumpfwirbel Rippen. Sie sind vorne zweiköpfig und stärker, hinten einköpfig und schwächer. Die Dornfortsätze sind schräg nach hinten gerichtet. Prae- und Postzygapophysen entspringen ziemlich dorsal am Neuralbogen und erscheinen in lateraler Ansicht spitz. Die Centra sind procoel.

Ventral zu den Rippen liegen zahlreiche, 0,1 mm dünne Knochenfäden, die dem Gastralskelett angehören. Aus der Rekonstruktion ergibt sich ein Parasternum bestehend aus 6 Bögen mit je drei Elementen. Das Mittelstück ist stumpfwinkelig geknickt.

Schultergürtel und Vorderextremität: Vom 1. bis zum 7. Rumpfwirbel erstreckt sich die 10 mm lange, distal etwas verbreiterte Scapula. Mit dem 8 mm langen Coracoid artikuliert sie rechtwinkelig.

Das Sternum ist unter dem Coracoid und dem rechten Humerus teilweise verborgen. Ein neben dem Coracoidgelenk liegender Knochen könnte seiner Lage nach mit der Cristospina sterni identifiziert werden. Die ventrale Seite der Sternalplatte kommt unter dem rechten Humerus hervor. Es ist eine spitz zulaufende Schildform zu erkennen.

Die Länge des Humerus beträgt 14 mm, seine geringste Schaftstärke 1,9 mm. Distal tritt am rechten Oberarm ein kräftiger, lateraler Condylus ulnaris, am linken ein medialer Condylus radialis hervor. Die distale Verbreiterung des Humerus verläuft annähernd senkrecht zur proximalen.

Radius und Ulna sind gleich lang (17 mm) und gleich stark (1,2 mm); sie liegen in engem Kontakt zueinander. Das Distale der Ulna verbreitert sich, während dasjenige des Radius sich verjüngt.

Der Carpus ist nur bei der rechten Extremität zu beobachten. In der proximalen Reihe befindet sich ein aus Ulnare und Radiale zusammengesetztes Element. Zwischen ihnen verläuft zwar eine Naht, eine Trennung in zwei selbständige Carpalia ist aber nicht zu erkennen. Distal liegt auf der radialen Seite als kugeliges Knöchelchen von 2 mm Durchmesser das Carpale I. Ulnarwärts schließt sich ein Knochen an, der offenbar aus einer Verschmelzung von Carpale II und Carpale III hervorgegangen ist. Das als Carpale II aufzufassende Teilstück ist als halbkugelförmiger Anhang vom übrigen Carpale segmentiert. Auf der ulnaren Seite der distalen Reihe liegt ein kräftiges 2,5 mm großes Carpale IV.

Das Pteroid entspringt an der radialen Seite der Handwurzel in Höhe der proximalen Carpalreihe.

Die Mittelhand besteht aus dem kräftigen 1,2 mm starken und 12,5 mm langen Metacarpale IV, das an seinem distalen Ende zur Aufnahme des Flugfingers eine deutliche Gelenkrolle ausgebildet hat. Die Metacarpalia I–III sind nur 0,2 mm schlanke, wenig kürzere Knochenstäbchen, die sich zu den Gelenkenden hin etwas verdicken.

Die ersten drei kurzen Finger liegen gespreizt mit radialwärts gerichteten Krallen. Der Flugfinger ist, wie üblich, gegen Metacarpus und Unterarm zurückgeschlagen. Die Phalangenformel entspricht mit 2.3.4.4.0 den üblichen Verhältnissen bei den Pterosauria. Die Krallen sind an der Basis verbreitert und endigen distal in einer gekrümmten, scharfen Spitze. Lateral sind sie gefurcht. (vgl. Abb. 6b)

Das proximale Gelenk der 1. Flugfingerphalange ist bis zu 2,5 mm verbreitert, während die mittlere Schaftbreite nur 1,3 mm beträgt. Sie nimmt bei den folgenden drei Phalangen auf 1,0 mm, 0,8 mm und 0,4 mm ab. Die einzelnen Glieder gelenken stumpf aneinander, wobei die Phalangenenden nach der Flughautseite hin verbreitert sind. Die Gesamtlänge des Flugfingers beträgt 59,4 mm.

Becken und Hinterextremität: Das 9,5 mm lange Ilium reicht mit seinem schmalen, praeacetabularen Fortsatz bis zum 1. Lendenwirbel. Der 2 mm lange postacetabuläre Fortsatz ist leicht nach dorsal gerichtet. Ischium und Pubis befinden sich in ihrer natürlichen Lage. Am 1,5 mm großen Acetabulum sind Ilium, Ischium und Pubis beteiligt. Ventral des Pubis liegt, von diesem getrennt, eine gestielte Praepubisplatte mit gekörnter Oberfläche. (vgl. Abb. 6d)

Die Länge des Femur beträgt 11,8 mm, seine mittlere Schaftbreite 1,5 mm. Das Caput femoris lenkt noch im Acetabulum ein, der Trochanter externus ist dem Beschauer zugewandt. Ein ausgeprägtes Collum femoris liegt nicht vor. Die Femora sind leicht gebogen und artikulieren mit flach konvexer Gelenkfläche gegen die Tibiae, die im rechten Winkel anschließen und eine Länge von 15,5 mm erreichen. Sie sind geradegestreckt und verjüngen sich nach distal nur geringfügig. Die Fibula scheint nur als dünnes Knochenstäbchen der proximalen Hälfte der Tibia anzuliegen.

Der Erhaltungszustand verhindert eine klare Beurteilung des Tarsus. Lediglich an der linken Extremität können zwei proximale Tarsalia erkannt werden. Die distale Reihe fehlt.

In sehr guter Erhaltung sind die beiden nebeneinander liegenden Füße überliefert. Das Metatarsale II ist mit 6 mm am längsten, Mt I und III sind etwa gleich lang, während das Mt IV etwas kürzer als die übrigen, aber stärker ist. Nur stummelartig ist das Mt V entwickelt, das ein kurzes nicht krallenförmiges Glied trägt. Die Endphalangen der übrigen Zehen sind krallenförmig. Im Vergleich zu den Fingerkrallen sind sie weniger gekrümmt und etwas schwächer.

In der dritten Zehe sind 4 Phalangen vorhanden, wobei das kleinste Glied nur durch kalzitische Substanz angedeutet wird, was auf eine unvollständige Verknöcherung hinweist.

Die vierte Zehe besitzt ebenfalls 4 Phalangen; die kleinste ist in der Mitte eingeschnürt. Die Phalangenformel ist daher von jugendlichem Charakter und lautet 2.3.4.4.1. (vgl. Abb. 6e)

Bemerkungen: Auffallend sind bei diesem Jugendexemplar die zahnlosen Kieferspitzen, die bei *Pt. kochi* im allgemeinen bezahnt sind. Die Zahnlosigkeit beschränkt sich aber nur auf die vorderen 1,5 mm, so daß ohnehin nur noch ein Zahn Platz gefunden hätte. Ganz ähnlich ist das nur noch bei einem, allerdings ausgewachsenen Individuum von *Pt. kochi* beobachtet worden. Es handelt sich um Exemplar Nr. 13, bei dem vor den vordersten Zähnen im Ober- und Unterkiefer noch eine kurze, unbezahnte Spitze vorragt (vgl. Taf. 3, Fig. 2).

Da der Bezahnungstypus und die Skelettproportionen unter Berücksichtigung der allometrischen Wachstumsveränderungen mit *Pt. kochi*, namentlich mit Exemplar Nr. 7, übereinstimmen, darf dieses Exemplar als konspezifisch mit *Pt. kochi* angesehen werden.

Exemplar Nr. 16: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt, Inv. Nr. 1962. 148

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Wintershof Ost

Maße: siehe Übersichtstabelle

Vollständiges, teilweise gut erhaltenes Skelett eines ausgewachsenen Tieres mit 73,5 mm Schädellänge. 3 Praemaxillärzähne, 15 Maxillärzähne, davon die letzten vier sehr klein. Ein Nasalefortsatz trennt eine 2 mm lange Praeorbita von einer 10 mm langen Naris ab. Orbita, 11 mm lang, mit zusammengesetztem Scleralring. Unterkiefer mit 20 Zähnen, von denen die letzten 5–6 sehr klein sind.

Halswirbel mit niederer, langgestreckter Neuralcrista und kräftigen, stumpf-plattenförmigen Zygapophysen. Die Praezygapophysen greifen unter die Postzygapophysen.

Es sind 14 Rumpf-, 4 Sacral und 17–18 Schwanzwirbel zu beobachten. Der Schwanz ist mit 20 mm außergewöhnlich lang.

Das Gastralskelett besteht aus 6 Bögen, deren jeder aus einem geknickten Mittelstück und je zwei Seitenelementen zusammengesetzt ist. Die mittleren Parasternalia sind unter verschiedenen stumpfen Winkeln geknickt und weisen an dieser Stelle eine nasenartige Verdickung auf.

Exemplar Nr. 26: Taf. 3, Fig. 3

Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt

(abgebildet in HÖLDER & STEINHORST 1964: 98, Abb. 110)

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt

Maße: siehe Übersichtstabelle

Das vollständige Skelett gehört zu den besterhaltenen dieser Art. Leider wurde beim Zusammenfügen der einst zerbrochenen Platte der Hals verkürzt. Aus den Maßen der ersten 4 Cervicalwirbel ist aber eine Halslänge von 65 mm zu rekonstruieren.

Im Oberkiefer sind 3 Praemaxillärzähne und 18 Maxillärzähne pro Kieferhälfte vorhanden, von denen die letzten 4 sehr klein werden. Vereinzelt sind Ersatzzähne entwickelt. Der Unterkiefer trägt 14 oder 15 Zähne. Die Länge der Orbita mit 14 mm wird von der Nasopraeorbitalöffnung mit 19 mm Länge übertroffen. Ein dünner, spitzer Nasalefortsatz teilt aber diese Öffnung in eine 3 mm lange Praeorbitallücke und eine 16 mm lange Naris.

Bemerkenswert ist die Region der Schläfengruben, da sie bei den meisten Exemplaren stark verdrückt ist. Hier ist sowohl das Infratemporalfenster von 8 mm Länge und 2 mm Höhe als auch das schräg darüberliegende Supratemporalfenster gut zu sehen. Dieser querovale, 4 mm lange und 2,2 mm hohe Durchbruch wird vom Postorbitale, Parietale und Squamosum, vorne wohl auch vom Frontale umrahmt. Das Postorbitale stellt zwischen beiden Schläfenöffnungen eine Knochenbrücke dar.

Am Sacrum sind 4 Wirbel beteiligt, der Schwanz besteht aus 16–17 Wirbeln. Die Rumpfwirbelsäule ist nur undeutlich erkennbar.

Das Sternum liegt unter dem linken Humerus, ist aber im Umriß gut zu verfolgen. Die Breite der Sternalplatte beträgt 21 mm, ihre Form ist die eines herzförmigen Schildes mit nach oben aufsteigender Cristospina.

An den Hinterextremitäten ist vor allem der Tarsus gut erhalten. Die proximale, mehr an die Tibia angeschlossene Reihe besteht aus zwei größeren Elementen. Die mehr mit dem Metatarsus verbundene distale Reihe setzt sich aus drei kleineren Tarsalia zusammen. Die Phalangenformel des Fußes lautet 2.3.4.5.1 und entspricht derjenigen adulter Tiere.

Exemplar Nr. 28: Abb. 23 C; Taf. 5, Fig. 1–2

Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1883 XVI 1

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt

Maße: siehe Übersichtstabelle

Mit 113,5 mm Schädelänge handelt es sich um das bisher größte Exemplar, das zu *Pt. kochi* gestellt werden kann. Das Stück wurde bisher nicht beschrieben, obwohl es schon mindestens seit 1883 im Besitz der Bayer. Staatssammlung in München ist. Möglicherweise handelt es sich um den bei ZITTEL (1882: 68, Fußnote 1) erwähnten *Pt. longirostris*. Der Schädel ist jedoch relativ kurz, um mit *Pt. antiquus* (= „*longirostris*“) vereinigt werden zu können.

Das Skelett liegt mit seiner rechten Körperseite dem Gestein auf und kam vollständig zur Ablagerung. Durch einen Bruch der Platte sind aber der linke Fuß und die beiden letzten Phalangen des linken Flugfingers verloren gegangen.

Bemerkenswert ist besonders entlang des zurückgekrümmten Halses und im Bereich der Leibeshöhle ein vertiefter Saum von Weichteileindrücken, der auch durch seine braunrote Färbung sich abhebt. Eindrücke ventral des Unterkiefers, die wie bei *Pt. „cormoranus“* DÖDERLEIN auf einen Kehlsack hindeuten (vgl. Abb. 23 A), sind hier nicht vorhanden.

Dagegen befindet sich hinter dem Parietale ein 14 mm langer und 4 mm breiter Eindruck von gleicher bräunlicher Färbung. Daß es sich dabei um den Eindruck eines zufällig abgerissenen Hautlappens handelt, darf bezweifelt werden, da der Weichteilsaum des Nackens kontinuierlich in diesen Eindruck übergeht. Es ist daher wahrscheinlich, daß an der Schädelhinterseite primär ein fleischiger Anhang vorhanden war, der bisher allerdings noch an keinem anderen Individuum beobachtet werden konnte. Welche Funktion einem solchen Gebilde zukam entzieht sich unserer Kenntnis. Es ist kaum vorstellbar, daß es von flugtechnischer Bedeutung war. Dagegen wäre es naheliegend, es als Geschlechtsmerkmal zu deuten. Aus Mangel an weiteren Beobachtungen und aufgrund der ohnehin seltenen Weichteilerhaltung wissen wir aber nicht, ob nicht alle Pterodactyloidea einen solchen Hinterhauptslappen besessen haben.

Die Osteologie des Schädels stimmt mit der typischen Ausbildung der Art überein. Die Bezahnung erstreckt sich bis zum Vorderrand der Nares und umfaßt im Oberkiefer etwa 16 Zähne pro Kieferhälfte. Ein schräg nach vorne gerichteter Nasalefortsatz trennt die 21 mm

lange Naris von der im Mittel 6 mm breiten, dreieckigen Praeorbita. Ein starker Jugale-Ast schließt zusammen mit dem herabhängenden Lacrymale die 17 mm lange, ovale Orbita nach vorne ab. Das kräftige Quadratum begrenzt unten die 11 mm lange, schmale Infratemporalöffnung und ist vorne an der Gelenkung gegen den Unterkiefer keulenförmig verdickt.

Die Wirbelsäule umfaßt 7 Hals-, 15 Rumpf-, 4 Sacral- und 18 Schwanzwirbel.

Die kräftigen parasternalen Bögen weisen ein geknicktes Mittelstück mit verstärkter Mitte auf. Das Sternum ist mit geradem Oberrand als dünner, etwas gewölbter Knochenschild zu erkennen. Die mediane, craniad gerichtete Cristospina ist abgebrochen.

Beim lateral sichtbaren Becken ist zwischen Ischium und Pubis ein tiefer, ventraler Einschnitt vorhanden. Gut sichtbar ist, daß namentlich zwischen Pubis und Ilium keine synostische Verbindung besteht. Zwei große, fächerförmige, gestielte Praepubes liegen nebeneinander in situ.

Gegen die Gelenkenden sind die sonst hohlen Langknochen von spongiöser Knochen- substanz erfüllt. Die Fußphalangenformel entspricht mit 2.3.4.5.1 der Normalausbildung adulter Tiere.

Bemerkungen:

Auf die Beziehungen zu *Pt. „scolopaciceps“* H. v. MEYER wurde bereits bei WELLNHOFER (1968: 116) hingewiesen und gezeigt, daß er mit *Pt. kochi* zu vereinigen ist.

Die widersprüchlichsten Ansichten bestanden bisher über *Pt. „meyeri“* MÜNSTER, ein offensichtlich sehr jugendliches Exemplar, das MÜNSTER (1842: 36) zunächst veranlaßte, in ihm einen jugendlichen *Pt. „brevirostris“* zu vermuten. Wie später dargelegt wird, ist der Typus von *Pt. „brevirostris“* selbst als das Jugendstadium einer größeren Art, nämlich *Pt. micronyx*, anzusehen. (vgl. S. 47) H. v. MEYER (1842: 32) faßt dagegen *Pt. „meyeri“* als selbständige Art auf, ebenso WAGNER (1851: 39). ZITTEL (1882: 79) hegt jedoch Zweifel, ob die Unterschiede zwischen *Pt. „meyeri“* und *Pt. „brevirostris“* begründet sind, während WIMAN (1929: 22) schließlich beide für gut trennbar hält.

Was die Beurteilung des Alters von *Pt. „meyeri“* (Exemplar Nr. 8) erschwert, ist das Fehlen der beiden Füße, die aufgrund ihrer Phalangenformel Rückschlüsse auf das ontogenetische Stadium gestattet hätten. Trotzdem sprechen schon die Kleinheit des Skeletts (21 mm PCRW) und die relativ große Orbita für einen sehr jugendlichen Zustand.

Eine Vereinigung mit *Pt. „brevirostris“* (= *micronyx*) ist nicht möglich. Dieser ist mit 28 mm PCRW deutlich größer (und wohl auch älter) als *Pt. „meyeri“*. Dabei sind bei beiden die Schädel gleich groß, d.h. *Pt. „meyeri“* besitzt einen relativ größeren Schädel, zudem noch einen kleineren Metacarpus, beides Merkmale, die *Pt. micronyx* von *Pt. kochi* unterscheidbar machen.

Die Bezeichnung von *Pt. „meyeri“* erstreckte sich nach H. v. MEYER (1859: 57) auf das vordere Drittel der Schädelänge und bestand aus „kleinen, spitzkonischen, schwach gekrümmten“ Zähnchen. Sie waren sehr kurz und unterscheiden sich dadurch schon von *Pt. elegans*. Auch im allometrischen Wachstum (vgl. Abb. 21) fügt sich *Pt. „meyeri“* am besten bei *Pt. kochi* ein, so daß einer Vereinigung mit *Pt. kochi* die größte Wahrscheinlichkeit zukommt.

Unterschiedliche Auffassungen in der systematischen Zuordnung bestanden auch im Hinblick auf das Original zu WINKLER (1874), welches ursprünglich als Jugendform von *Pt. kochi* beschrieben wurde. (Exemplar Nr. 7) ZITTEL (1882: 76) und WIMAN (1925: 21) erklärten es für einen *Pt. elegans*. Daß diese Bestimmung ihrer Begründung entbehrt, wurde bereits dargelegt (WELLNHOFER 1968: 113). Es besteht kaum ein Zweifel, daß dieses ebenfalls sehr jugendliche Tier (Fußphalangenformel: 2.3.3.3.1) ein *Pt. kochi* ist. Das geht nicht nur aus

seiner Bezahnung hervor, die eindeutig gegen eine Vereinigung mit *Pt. elegans* spricht, sondern auch aus dem guten Übereinstimmen des allometrischen Wachstums von Schädel, Hals und Metacarpus. (vgl. Abb. 21)

Auch das von ABEL (1925: 1) als *Pt. antiquus* beschriebene Exemplar (Nr. 20) aus dem American Museum, New York, muß zu *Pt. kochi* gestellt werden. Die Gründe, die ABEL veranlaßten, dieses Stück, an dem u. a. auch versteinerte Muskulatur und Flughaut nachgewiesen wurden, als einen *Pt. antiquus* anzusprechen, basierten nicht auf einer Kenntnis des Typusstückes der Art. ABEL nimmt an, daß sich in der Gruppe des *Pt. antiquus* und *suevicus* die Bezahnung lediglich auf das Praemaxillare beschränke, während das Maxillare zahnlos sei. Bei keinem *Pterodactylus* konnten bisher mehr als 4 Praemaxillarzähne beobachtet werden und es ist anzunehmen, daß auch das Original zu ABEL nicht mehr besaß. Auffallend ist, wie gut die Meßwerte des Stückes mit denen des Typus von *Pt. kochi* (Exemplar Nr. 23) übereinstimmen. Gegen eine Vereinigung mit *Pt. antiquus* sprechen darüberhinaus der relativ kürzere Schädel und Hals.

BROILI (1925: 23) beschrieb ein Skelett mit Flughautresten als *Pt. elegans*. Die Fußphalangenformel weist das Tier als juvenil aus (2.3.3.3.1); der Schädel ist aber schon so groß wie bei ausgewachsenen *Pt. elegans*. Für eine Zuordnung zu *Pt. kochi* können als Gründe die kurzen, geraden, kegeligen Zähne und der relativ lange Schädel und kurze Metacarpus angeführt werden.

1925 machte WIMAN einen *Pterodactylus* der Universität Uppsala bekannt, von dem er bemerkt (: 26), daß er mit den Arten *longirostris* (= *antiquus*), *kochi* und „*scolopaciceps*“ verwandt sei und ihn als neue Art, *Pt. westmani*, erklärt. Für wesentliche Merkmale erachtet er die weit zurückreichende Bezahnung (27 Zähne pro Kieferhälfte), die Fußphalangenformel 2.3.4.5.2 und die annähernd gleiche Länge der beiden ersten Flugfingerglieder, die kürzer als die Ulna sind sowie die gleiche Länge von Humerus und Metacarpus.

Was die Bezahnung betrifft, so reicht sie auch bei *Pt. kochi* ebenso weit nach hinten, nämlich bis unter die Mitte der Nasopraeorbitalöffnung. WIMAN schreibt selbst (: 28): „Die Zähne sind dünn, etwa wie bei *Pt. scolopaciceps*. Ich habe nicht alle Zähne beobachten können. Die größeren habe ich alle gesehen . . . Von den kleinen Maxillarzähnen habe ich, sowohl im Ober- wie im Unterkiefer mehrere der hinteren feststellen können.“

Die dazwischenliegenden Zähne sind also in Fig. 19 (WIMAN 1925) in gleichen Abständen ergänzt. Meist folgen aber die hinteren und kleineren Maxillarzähne unregelmäßig mit größeren Lücken aufeinander. Eine so große Zahnzahl, wie WIMAN sie rekonstruierte, halte ich deshalb für unwahrscheinlich.

Die relative Länge der Flugfingerglieder ist großen individuellen Schwankungen unterworfen und kann deshalb nicht zur Typisierung einer Art herangezogen werden.

Was das Verhältnis Humerus zu Metacarpus angeht, so ist deren annähernd gleiche Länge bei den meisten *Pterodactylus*-Arten festzustellen.

In den typischen Längenverhältnissen des Schädels, des Halses und des Metacarpus jeweils zur praecaudalen Rumpfwirbelsäule (PCRW) besteht dagegen völlige Übereinstimmung mit *Pt. kochi*. Auch die Form des Schädels, wie sie WIMAN (1925: 27, Fig. 19) rekonstruierte, zeigt eine große Ähnlichkeit mit dem Exemplar Nr. 21, dem Original zu BROILI 1938, mit dem auch in den übrigen Skelettproportionen weitgehende Übereinstimmung besteht.

Als einzig abweichendes Merkmal bliebe die Tatsache, daß die 5. Zehe zwei Phalangen besitzt. Wenn auch später WIMAN (1928: 368) die Ansicht vertrat, daß die Fußphalangenformel 2.3.4.5.2 für die Pterodactyloidea ganz allgemein zuträfe, so konnte ich bisher an keinem Exemplar der Gattung *Pterodactylus* einschließlich des Typusstückes an der 5. Zehe zwei Phalangen, sondern immer nur eine kleine, nicht krallenförmige Phalange beobachten.

Es ist daher anzunehmen, daß es sich bei *Pt. „westmani“* in dieser Hinsicht um eine Abnormität handelt.

WIMAN (1928: 366) hat auch das Original zu ABEL (1925) mit seinem *Pt. „westmani“* vereinigt. Er glaubte auch bei diesem Exemplar eine 2. Phalange an der 5. Zehe festgestellt zu haben. Die Zugehörigkeit dieses Stückes zu *Pt. kochi* wurde bereits begründet (vgl. S. 34).

Für einen *Pt. kochi* halte ich auch einen aus Schädel, Hals und Fuß bestehenden Rest, dem DÖDERLEIN (1929 b: 75) den Namen *Pt. cormoranus* gab. Er ging irrtümlicherweise von 8 Halswirbeln aus und kam deshalb auf eine Halslänge von 77 mm; tatsächlich ist der Hals, bestehend aus 7 Wirbeln, nur 64 mm lang. Damit ergibt sich ein Verhältnis von Hals zu Schädellänge, wie es bei verschiedenen Exemplaren von *Pt. kochi* festgestellt wurde.

Die aus 15 geraden, mäßig breiten Zähnen bestehende Bezahnung erreicht allerdings nur etwa die Hälfte der Schädellänge. Im Typus gleicht die Zahnform mehr dem *Pt. antiquus*. Die geringe Schädellänge, die relativ kurze Naris sowie die Schädelform mit einer konkaven, oberen Randlinie läßt eine Vereinigung mit *Pt. antiquus* nicht zu.

Zum Vergleich könnte noch *Pt. micronyx* herangezogen werden, der in der Schädelform nahe kommt. Abgesehen von der bedeutenderen Größe des *Pt. „cormoranus“* stehen seine Zähne auch mehr aufrecht im Kiefer und haben untereinander größeren Abstand.

Auch das von EDINGER (1941: 665) als *Pt. elegans* beschriebene Exemplar (Nr. 10) kann ohne Schwierigkeiten mit *Pt. kochi* vereinigt werden. Die Gründe, die gegen die Zuordnung zu *Pt. elegans* sprechen, liegen vor allem in der Art der Bezahnung und werden bei der Besprechung dieser Art noch dargelegt (vgl. S. 55). Die Fußphalangenformel weist das Exemplar als juvenil aus, was bei 35 mm Schädellänge bei *Pt. kochi* auch zu erwarten ist. In den Wachstumsdiagrammen (Abb. 21) reiht sich dieses Stück zwanglos zwischen die sehr kleinen und die ausgewachsenen Individuen von *Pt. kochi* ein.

Wie schon bei WELLNHOFER (1968: 123) erwähnt, ist auch das durch v. HUENE (1951: 5) als *Pt. antiquus* beschriebene Skelett (Exemplar Nr. 22) der Art *Pt. kochi* zuzurechnen. Mit Ausnahme eines etwas längeren Halses stimmen alle Maße gut mit dem Exemplar Nr. 21 (Orig. BROILI 1938) überein. v. HUENE hat auch selbst das Stück mit *Pt. „scolopaciceps“* gleichgesetzt, hielt aber diesen wiederum für konspezifisch mit *Pt. antiquus*. Die Maßangaben bei v. HUENE (:7) differieren etwas von denen, die ich selbst am Original nehmen konnte (vgl. Übersichtstabelle). Auf die Unterschiede zu *Pt. antiquus* wurde bereits hingewiesen (vgl. S. 22).

Die generische Verschiedenheit des „*Pterodactylus kochi*“, des Originals zu PLIENINGER (1901) wurde zuerst von C. C. YOUNG (1964: 251) gefordert. Das Vorhandensein einer Sagitalcrista sowie zahnloser Kieferspitzen veranlaßten indes schon WIMAN (1925: 17), das Exemplar als *Pt. cristatus* von *kochi* abzutrennen. Auf die Berechtigung der Gattung *Germanodactylus* YOUNG wurde bereits früher hingewiesen (WELLNHOFER 1968: 114). (vgl. S. 63)

***Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER, 1856**

Abb. 7-9; Taf. 5, Fig. 3-4; Taf. 6, Fig. 1; Taf. 7, Fig. 2-3

- v ? 1817 *Ornithocephalus brevirostris*. — SOEEMMERRING, Über einen *Ornithoc.*, S. 89, 2 Taf., (Nr. 29)
- v ? 1819 *Pterodactylus brevirostris* Sömmerr. — OKEN, Isis, S. 1126, Taf. 20, Fig. 12-13, (Nr. 29)
- v ? 1825 *Pterodactylus brevirostris* Sömmerr. — CUVIER, Oss. foss., 3, S. 376, Taf. 23, Fig. 7, (Nr. 29)
- 1851 *Ornithocephalus Redenbacheri*. — WAGNER, Gel. Anz., S. 17, (Nr. 40)
- * 1856 *Pterodactylus micronyx*. — H. v. MEYER, N. Jb. Min., S. 826, (Nr. 39)

- 1859 *Pterodactylus micronyx*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 59, Taf. 4, Fig. 5, (Nr. 39); S. 60, Taf. 4, Fig. 4, (Nr. 40)
- v ? 1859 *Pterodactylus brevirostris*. – H. v. MEYER, ebenda, S. 55, Taf. 4, Fig. 1, (Nr. 29)
- v 1859 *Pterodactylus longirostris*. – H. v. MEYER, ebenda, S. 31, Taf. 1, Fig. 1, (Nr. 38)
- v 1861 *Pterodactylus pulchellus*. – H. v. MEYER, N. Jb. Min., S. 470; Palaeontographica 10, S. 9, (Nr. 38)
- 1862 *Pterodactylus micronyx*. – H. v. MEYER, Palaeontographica 10, S. 47, Taf. 8, Fig. 1–2, (Nr. 41)
- v 1870 *Pterodactylus micronyx*. – WINKLER, Arch. Mus. Teyler, 3, S. 1, Taf. 1, (Nr. 34)
- v ? 1882 *Pterodactylus brevirostris* Sömmerring sp. – ZITTEL, Über Flugsaurier, S. 78, Taf. 12, Fig. 3, (Nr. 29)
- v ? 1888 *Ptenodracon brevirostris* (Sömmerring). – LYDEKKER, Cat. foss. Rept., S. 4, (Nr. 29)
- v 1912 *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – BROILI, Z. deutsch. g. G., 64, S. 492, Taf. 12, (Nr. 42)
- v 1925 *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – WIMAN, Pt. *Westmani*, S. 23, Fig. 17, (Nr. 43)
- v 1925 *Pterodactylus elegans* A. WAGNER. – ŘÍKOVSKÝ, Pt. *elegans*, S. 163, Abb. 3, (Nr. 33)
- v 1929 *Pterodactylus brevirostris* SÖMMERING, – WIMAN, Notizen, S. 217, (Nr. 33)

Neotypusfestlegung: Taf. 6, Fig. 1;

Das zuerst unter dem Artnamen *micronyx* beschriebene Original zu H. v. MEYER (1859: 59, Taf. 4, Fig. 5) befand sich seinerzeit in der Sammlung der Universität Pest (Ungarn), wohin es angeblich schon zur Zeit der Kaiserin Maria Theresia (gest. 1780) gelangte. Seither war es im Schrifttum als das „Pester Exemplar“ bekannt. Der ausführlichen Beschreibung und Abbildung v. MEYER's ist zu entnehmen, daß das Skelett ohne Schädel zur Einbettung kam, jedoch sonst alle Teile, wenn auch etwas vermengt, erhalten waren. Aus der Fußphalangenformel (2.3.3.3.1) geht hervor, daß es sich um ein juveniles Individuum gehandelt hat.

Neuere gründliche Nachforschungen im Jahre 1968, die freundlicherweise von Frau Dr. CSEPREGHY-MEZNERICS, Naturhistorisches Museum Budapest, angestellt wurden, erbrachten das Ergebnis, daß dieses Stück in den Sammlungen von Budapest (Universität und Naturhistorisches Museum) heute nicht mehr aufgefunden werden kann. Der Typus zu *Pt. micronyx* darf somit als verloren angesehen werden.

Im Interesse der Stabilität der Nomenklatur soll deshalb im Rahmen dieser Arbeit ein Neotypus festgelegt werden. Dazu eignet sich eines der besterhaltenen Exemplare der Art, nämlich das Original zu BROILI (1912: 492, Taf. 12; Nr. 42). Es befindet sich in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München (Inventar-Nr. 1911 I 31).

In diesem Zusammenhang muß noch die Frage nach der Priorität des Speciesnamens geklärt werden. A. WAGNER belegte 1851 (: 17) einen *Pterodactylus* dieser Art aus der ehemaligen Sammlung REDENBACHER (heute Humboldt – Museum Berlin) mit dem Namen „*Ornithocephalus Redenbacheri*“, ohne das Stück abzubilden. Auch die kurze Beschreibung, aus der im wesentlichen nicht viel mehr hervorgeht, als daß sämtliche Knochen schlank und zierlich sind, hat nicht die Aussagekraft und Gültigkeit einer Diagnose. Erst H. v. MEYER hat 1859 (: 60) das Exemplar eingehend beschrieben und abgebildet und zwar unter dem schon 1856 aufgestellten Artnamen *micronyx*. Es kommt somit dem Artnamen *redenbacheri* gemäß den IRZN keine Gültigkeit zu, auch wenn WAGNER 1858 (: 518) ihn noch als Subspecies zu *Pt. kochi* führt und ihn 1861 (: 532) wieder zur Art erhebt, der er *Pt. micronyx* als Unterart zuordnet.

Der Artnamen *brevirostris*, von SOEMMERRING (1817: 89) für einen juvenilen *Pterodactylus* vergeben, muß hier unberücksichtigt bleiben. Seine Zugehörigkeit zu *Pt. micronyx* ist zwar wahrscheinlich, aber aus den später (S. 47) dargelegten Gründen nicht mit Sicherheit anzunehmen.

Stratum typicum: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Locus typicus: Eichstätt

Diagnose: Mittelgroße Art mit schlanken Extremitätenknochen. Schädel und Hals relativ kürzer, Metacarpus länger als bei *Pt. kochi* und *Pt. antiquus*. Nasopraeorbitalöffnung nicht länger als die Orbita. Praeorbitallücke durch einen nach hinten gerichteten Nasalefortsatz

nicht vollständig von der Naris getrennt. Quadratum geneigt. Die Bezahnung nimmt bei erwachsenen Tieren nur das vordere Drittel der Schädellänge ein. Zahntypus: schlank, kürzer als bei *Pt. elegans*, vorne dicht stehend und nach vorne gerichtet, hinten kurz und aufrecht. Anzahl der Zähne pro Kieferhälfte: 15–18.

Relativ langer Metacarpus mit positiver Wachstums-Allometrie; bei Tieren in der Größenordnung um 40 mm PCRW erreicht das Metacarpale IV die Länge des Radius und übertrifft sie bei größeren Tieren. Bei etwa 40 mm PCRW wird auch die Ossifikation des Fußskeletts entsprechend einer Phalangenformel 2.3.4.5.1 abgeschlossen.

Bisher bekannter Größenbereich: Schädellänge 25–70 mm

PCRW 26–58 mm

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2; Eichstätt, Solnhofen.

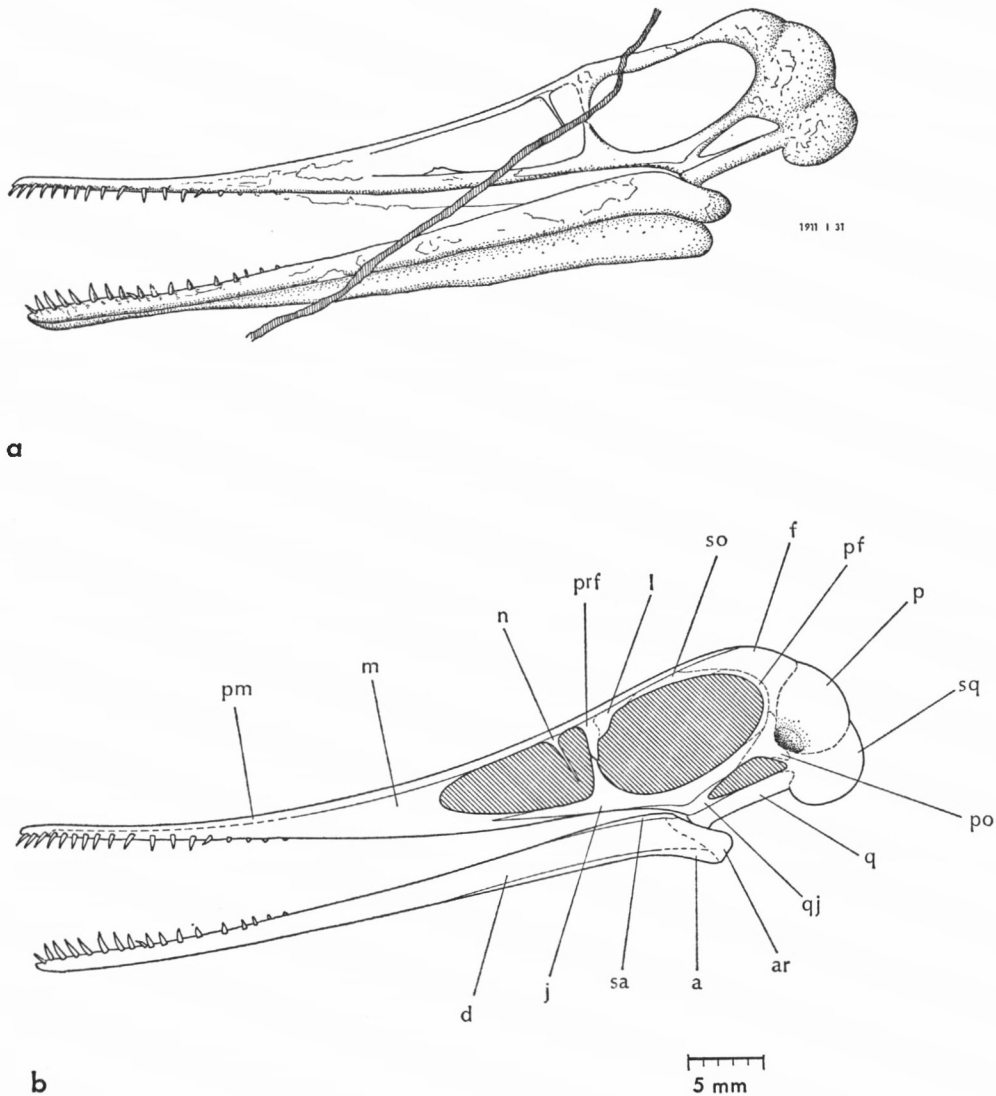


Abb. 7: *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – Neotypus, Exemplar Nr. 42, Ob. Malm, Eichstätt. – a: Schädel in Fundlage. – b: Schädel, Rekonstruktion; Vergr. 2 ×. – Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1911 I 31. (Abkürzungen S. 12)

Maße des Neotypus

Schädel

Länge	57 mm
Höhe (über Postorbitale)	10
Orbitalänge	12
Nasopraeorbitalöffnung	10
Infratemporalöffnung, Länge	6,5
Infratemporalöffnung, Höhe	2
Unterkieferlänge	47
UK-Symphyse	18
Anzahl der OK-Zähne	18
Anzahl der UK-Zähne	18

Wirbelsäule

Halslänge (7 Wirbel)	35
Atlas + Epistropheus	3
3. Cervicalwirbel	8
4. Cervicalwirbel	10
5. Cervicalwirbel	11
6. Cervicalwirbel	7
7. Cervicalwirbel	6
Rumpflänge (? 14 Wirbel)	36
Sacrum (? 5 Wirbel)	12
PCRW	48
Schwanz (? 12 Wirbel)	17

Schultergürtel und Vorderextremität

Scapulalänge	14			
Humeruslänge	25			
Humerus, proximale Breite	8			
Radiuslänge	31			
Ulnalänge	32,5			
Metacarpale IV	35			
Phalangen des 1. Fingers	3,1;	1,5		
Phalangen des 2. Fingers	3,0;	2,8;	1,7	
Phalangen des 3. Fingers	4,0;	1,9;	2,0;	1,7
Phalangen des 4. Fingers	46;	28,5;	19,5;	17,7
Gesamtlänge des Flugfingers	111,7			

Becken und Hinterextremität

Iliumlänge	20				
Praepubislänge	8				
Femurlänge	29,0				
Tibiallänge	40,5				
Metatarsale I-V	10;	10;	9,5;	9;	2
Phalangen der 1. Zehe	2,8;	1,5			
Phalangen der 2. Zehe	2,5;	2,0;	1,5		
Phalangen der 3. Zehe	2,7;	0,4;	2,0;	1,5	
Phalangen der 4. Zehe	2,7;	0,4;	0,4;	—;	—
Phalangen der 5. Zehe	1,3				

Material:

Exemplar-Nr.

? 29: Orig. zu SOEMMERRING 1817: 89, 2 Taf., („*Ornithocephalus brevirostris*“); Fundort: Wintershof; Aufbewahrung: Descartes-Gymnasium, Neuburg/D.

- 30: Orig. zu dieser Arbeit: 39, Abb. 8 Taf. 5, Fig. 3-4; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. 1936 I 50.
- 31: Orig. zu dieser Arbeit, Taf. 7, Fig. 3; Fundort: Workerszell; Aufbewahrung: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt, Inv. Nr. 1957. 52.
- 32: Orig. zu dieser Arbeit: 43, Abb. 9, Taf. 7, Fig. 2; Fundort: Schernfeld; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1964 XXIII 100.
- 33: Orig. zu ŘÍKOVSKÝ 1925: 163, Abb. 3, (*Pt. „elegans“*); Fundort: ? Eichstätt; Aufbewahrung: Universität Brunn, Inv. Nr. E 552.
- 34: Orig. zu WINKLER 1870: 1, Taf. 1; Fundort: Schernfeld; Aufbewahrung: TEYLER-Museum, Haarlem, Inv.Nr. 13 104.
- 35: Beleg zu dieser Arbeit: 45; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie Leiden, Inv.Nr. St. 18 183.
- 36: Beleg zu dieser Arbeit: 45; Fundort: „Solnhofen“; Aufbewahrung: Carnegie Museum Pittsburgh, USA, Inv. Nr. 11 425.
- ? 37: Beleg zu dieser Arbeit: 45; Fundort: ? Eichstätt; Aufbewahrung: Naturhist. Museum Wien (Platte) und Senckenberg-Museum Frankfurt a.M. (Gegenplatte), Inv.Nr. R 405.
- 38: Orig. zu H. v. MEYER 1859: 31, Taf. 1, Fig. 1, (*Pt. „longirostris“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: British Museum London, Inv.Nr. 42 735.
- 39: Orig. zu H. v. MEYER 1859: 59, Taf. 4, Fig. 5; Fundgebiet: Bayern; Aufbewahrung: verloren (früher Universität Pest).
- 40: Orig. zu H. v. MEYER 1859: 60, Taf. 4, Fig. 4; Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: Paläont. Museum Humboldt-Universität Berlin.
- 41: Orig. zu H. v. MEYER 1862: 47, Taf. 8, Fig. 1-2; Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: Staatl. Museum f. Mineralogie u. Geologie Dresden.
- 42: Orig. zu BROILI 1912: 492, Taf. 12; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. 1911 I 31.
- 43: Orig. zu WIMAN 1925: 23, Fig. 17; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Universität Uppsala.
- 44: Beleg zu dieser Arbeit: 45; Fundort: „Solnhofen“; Aufbewahrung: Carnegie Museum Pittsburgh, USA, Inv.Nr. 11 426.

Maße: siehe Übersichtstabelle

Beschreibung weiterer Exemplare von *Pt. micronyx*

Exemplar Nr. 30: Abb. 8, Taf. 5, Fig. 3-4

Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1936 I 50

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Schernfeld bei Eichstätt

Maße: siehe Übersichtstabelle

Erhaltungszustand: Es liegen Platte und Gegenplatte vor. Die Extremitäten der rechten Körperseite fehlen und sind offenbar schon vor der Einbettung vom Körper getrennt worden. Die in sich zusammenhängende linke Vorderextremität ist etwas disloziert, das linke Hinterbein befindet sich noch in seiner natürlichen Lage. Der Unterkiefer liegt herausgeklappt neben dem Schädel und zeigt seine Unterseite.

Was dem Fund besondere Bedeutung verleiht, ist die Tatsache, daß der Schädel von der Gaumenseite her freigelegt werden konnte, wodurch wir erstmals eine genauere Kenntnis von der *Pterodactylus*-Schädelunterseite erhalten.

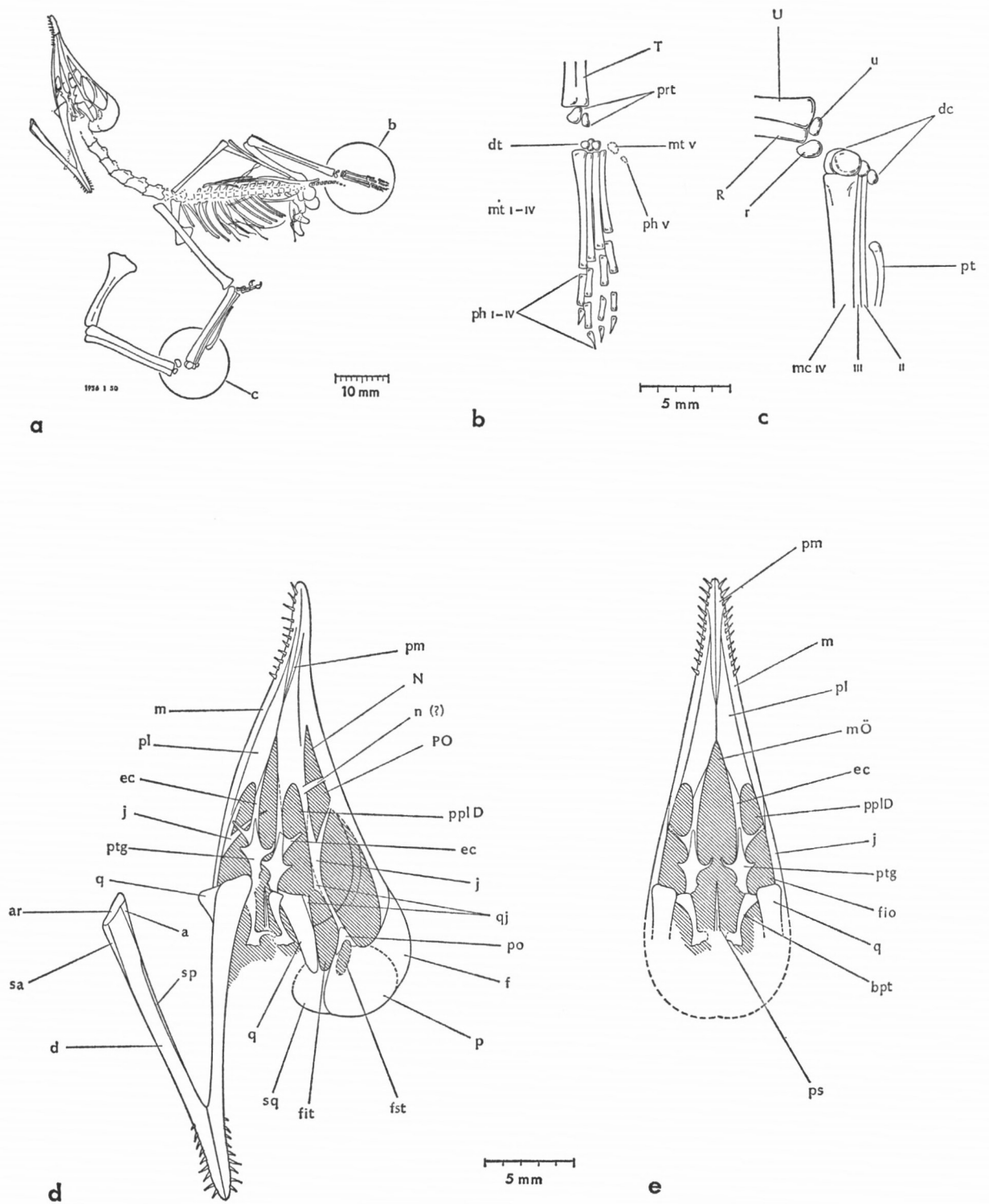


Abb. 8: *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – Juveniles Exemplar (Nr. 30), Ob. Malm, Schernfeld. – a: Skelett in Fundlage. – b: rechter Fuß, vergrößerter Ausschnitt. – c: linker Carpus, vergrößerter Ausschnitt. – d: Schädel in Fundlage, vergrößert. – e: Schädel, Rekonstruktion des Munddaches, vergrößert. – Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1936 I 50. (Abkürzungen S. 12)

Schädel: Das 25,5 mm lange, flachgepresste Cranium ist in lateraler Richtung etwas verschoben und bietet deshalb sowohl seine Unterseite als auch die linke Schädelseite dar.

Hier sind im wesentlichen die dorsoventral zusammengedrückte Orbita und die Nasopraeorbitalöffnung erkennbar. Unverdrückt blieb die stumpfwinkelig-dreieckige, 4,5 mm lange und 1,4 mm hohe Infratemporalöffnung, an deren Umrahmung Jugale, Quadratojugale, Quadratum und Squamosum beteiligt sind.

Eine Grenze zwischen Parietale und Frontale, die beide den Hirnschädel überwölben, kann nicht erkannt werden, jedoch dürfte das große Mesencephalon vom Parietale und das kleinere Telencephalon im wesentlichen vom Frontale bedeckt worden sein. Die Orbita wird unten vom Jugale begrenzt, dessen aufsteigender, schlanker Fortsatz ihren Vorderrand bildet.

Die langgestreckte Nasopraeorbitallücke wird im hinteren Drittel durch eine kräftige Knochenleiste von rundlichem Querschnitt dorsoventral durchteilt. Der Lage nach handelt es sich wahrscheinlich um einen Nasalefortsatz, der aber dann außergewöhnlich stark entwickelt wäre. Sollte diese Deutung zutreffen, so ist eine Praeorbitalöffnung auszuschließen.

Die vorderen 5,5 mm der Schnauzenspitze sind bezahnt. Die Zähne, 11 pro Kieferhälfte, lassen sich z. T. nur im Abdruck nachweisen und nehmen nach hinten an Größe ab. Die vorderen sind lang und schmal und nach vorne gerichtet, die hinteren werden kurz- kegelförmig und sitzen aufrecht im Kiefer. Das Praemaxillare besitzt 3 Zähne.

Die Elemente des Munddaches wurden etwas übereinandergeschoben, lassen sich aber mit Ausnahme der Basioccipital- und der Basisphenoidalregion gut abgrenzen. Für die Rekonstruktion des Gaumens (Abb. 8e) war es sehr wichtig, daß infolge der Lage des Unterkiefers der Abstand der beiden Quadratknochen und damit die Schädelbreite fixiert werden konnte. Zwangsläufig ergab sich daraus die Lage der übrigen Knochen und Durchbrüche.

Zwischen den Quadrata wurden bandförmige, geschwungene und zarte Basipterygoidfortsätze freigelegt, die vorne an das Pterygoid, lateral an das Quadratum angrenzen. Ihr Zusammenhang mit dem Basisphenoid ist nicht ersichtlich. Ob die Pterygoide selbst mit dem Quadratum zusammenhängen ist aufgrund der Rekonstruktion fraglich. Sie umschließen eine Interpterygoidallücke, durch welche median ein schmales, spitz zulaufendes Parasphenoid sichtbar wird. Nach vorne besteht kein völliger Abschluß gegen die mediane, ungeteilte Öffnung, da sich die zur Mitte gerichteten Pterygoidfortsätze nicht ganz berühren. Weiter hinten ist am Pterygoid noch je ein kleinerer Fortsatz zu beobachten.

Diese Verhältnisse erinnern sehr an *Nyctosaurus gracilis* WILLISTON aus der Niobrara-Kreide von Kansas, wenn auch der Bau des Gaumens in Einzelheiten abweicht (v. HUENE 1914: 58, Fig. 1), weniger dagegen an die Gaumenrekonstruktionen von *Pterodactylus* durch PLIENINGER (1907: 295, Fig. 34) und von *Rhamphorhynchus* durch WOODWARD (1902: Taf. 1) und v. HUENE (1914: 64, Fig. 9).

Auch nach lateral entsenden die Pterygoide einen kurzen Fortsatz, der das Jugale aber nicht erreicht, sondern frei in der suborbitalen Gaumenöffnung endet.

Die vordere, lang ausgezogene Spitze des Pterygoids liegt einem Knochenelement auf, das nur als Ectopterygoid aufgefaßt werden kann. Es handelt sich um eine schmale Spange, welche die mediane Gaumenöffnung von einem postpalatinalen Durchbruch trennt und zur Seite, knapp über dem Processus lateralis des Pterygoids, eine schlanke Knochenspitze entsendet, deren Zusammenhang mit dem Maxillare – oder evtl. mit dem Jugale – nicht ersichtlich aber wahrscheinlich ist. Vorne reicht das Ectopterygoid bis unter das Palatinum.

Die Palatina stoßen median unter einem spitzen Winkel zusammen und bilden eine dünne, verbreiterte Gaumenplatte. In der Mitte begrenzen sie die mediane, lateral die postpalatinale Gaumenöffnung. Die Naht gegen das randlich gelegene Maxillare ist stellenweise gut zu verfolgen. Die Praemaxillare endigen spitz auslaufend zwischen den Palatina.

Die relativ weit vorne gelegenen Basispterygoidfortsätze lassen eine Lage des Basisoccipitale und des Condylus occipitalis vermuten, die eine Ansatzstelle der Halswirbelsäule weit unter dem Hinterhaupt ermöglichte. Der Schädel saß damit annähernd rechtwinklig auf dem Hals, was auch durch den Erhaltungszustand der meisten seitlich eingebetteten Exemplare bestätigt wird.

Die Mandibeläste des Unterkiefers divergieren bis zu einer lichten Weite von 4,5 mm. Die 5 mm lange Symphysennaht tritt sehr deutlich in Erscheinung. Die Bezahnung des Unterkiefers reicht nicht so weit nach hinten wie diejenige des Oberkiefers. Beiderseits lassen sich im Dentale 9 Zähne bzw. deren Abdrücke oder Alveolen feststellen. Das sind pro Kieferhälfte zwei Zähne weniger als im Oberkiefer.

Der linke Unterkieferast ist von lateral sichtbar. Hier kann an der Gelenkstelle ein Articulare, dorsal davon ein nach vorne spitz zulaufendes Surangulare und ventral ein ähnlich gestaltetes Angulare unterschieden werden. Längs der Ventralseite des Dentale wird der Unter- rand des Spleniale von der Innenseite der Mandibel sichtbar.

Wirbelsäule: Die kräftig entwickelten Halswirbel, von denen Atlas und Epistropheus nur sehr kurz sind, lassen eine niedere, schräg nach caudad gerichtete Neuralcrista und kleine, synostisch mit dem Wirbelkörper nicht verbundene Hypapophysen erkennen. Die Länge der Halswirbelsäule beträgt 19 mm.

An den 15 praesacralen Rumpfwirbeln fällt ein hoher Dornfortsatz auf. Die Postzygapophysen werden von den Praezygapophysen überlappt. Die Centra sind kurz, im Längsschnitt fast quadratisch. Die letzten vier, rippenlosen Wirbel besitzen kräftige Querfortsätze. Deutlich ist die Zweiköpfigkeit der ersten vier Rippen, während die folgenden wahrscheinlich nur einköpfig sind.

Die vermutlich vier Sacralwirbel waren durch kurze, gedrungene Sacralrippen mit den Iliä durch Suturen verbunden, aber nicht fest verwachsen.

Der Schwanz bestand aus etwa 11 sich rasch verjüngenden, kleinen Wirbeln, die teils nur ihren Abdruck hinterlassen haben.

Im Bereich der Leibeshöhle liegen insgesamt 18 dünne, an beiden Enden spitz zulaufende Knochenfäden verstreut, die dem Gastralskelett angehören, das ursprünglich aus 6 Bögen zu je 3 Elementen zusammengesetzt war.

Schultergürtel und Vorderextremität: Unter der ersten Flugfingerphalange wird ein etwa 8 mm langes, kräftiges Coracoid sichtbar, dessen distales Ende mit dem Sternum, einer annähernd dreieckigen Knochenplatte, verwachsen scheint.

Die proximale Breite des Humerus beträgt vom Proc. lateralis bis zum Proc. medialis 6 mm. Proximal befindet sich eine kleine Erhebung. Die Medianseite des Humerus-Schaftes ist längsgefurcht. An den Distalenden lassen sich Condylus ulnaris und radialis unterscheiden.

Die 18,8 mm langen Zygopodialknochen liegen eng beisammen. Der Radius ist mit 1,3 mm mittlerer Schaftbreite kräftiger als die im Mittel 1,1 mm breite Ulna.

In der gut erhaltenen Handwurzel befinden sich in der proximalen Reihe ein rundliches, 1,5 mm großes Ulnare und ein 1,0 mm großes Radiale. In der distalen Reihe liegen auf der radialen Seite zwei kleine kugelige Carpalia von je 0,8 mm Durchmesser. Das Metacarpale IV wird gestützt von einem großen Carpale. Unter diesem scheint ein noch größeres Carpale zu liegen, das wahrscheinlich mit dem ersteren verwachsen ist. (Abb. 8c)

Das Flugfingermetacarpale erreicht mit 1 mm mittlerer Stärke das Dreifache der übrigen Metacarpalia. Etwas disloziert und in entgegengesetzter Richtung läßt sich neben den Metacarpalia I–III ein ebenso schlankes, 9,1 mm langes Pteroid feststellen.

Die Phalangen des Flugfingers sind gegeneinander stark abgewinkelt. Die 4. Phalange liegt um 180° gedreht, dicht neben der 3. Phalange.

Becken und Hinterextremität: Das Becken liegt von ventral frei. Die craniad gerichteten Fortsätze der Ilia erreichen den 12. Rumpfwirbel und sind hier 3,5 mm voneinander entfernt. Die postacetabularen Fortsätze der Ilia sind 2 mm lang und etwas nach dorsal abgelenkt. Beide Ischia, in Form dünner, gerundeter Plättchen sind zur Seite geklappt und überdecken sich teilweise; ihre Oberfläche ist fein granuliert. Das kräftigere, mehr gedrungene Pubis war mit dem Ilium und Ischium synostisch nicht verbunden. Ihrer natürlichen Lage entsprechend schließen sich an das Pubis ventral gerichtet die beiden zarten, gestielten Praepubisplatten an.

Das 14 mm lange Femur lenkt noch im linken Acetabulum ein. Spitzwinkelig folgt eine 17,6 mm lange Tibia, lateral deren Proximalteil ein kleiner, nadelförmiger Knochenrest auf eine rudimentäre Fibula hinweist.

In der Fußwurzel lassen sich zwei Knöchelchen in der proximalen Reihe unterscheiden. Distal verdecken zwei kugelige Tarsalia von je 0,4 mm Durchmesser ein größeres von 0,6 mm Höhe.

Die Länge der Metatarsalia nimmt vom Mt I zum Mt IV stufenartig ab. Das Mt V und dessen Phalange fehlt und ist auch als Abdruck nicht erkennbar.

Die Anordnung der Phalangen deutet gemäß der Fußphalangenformel 2.3.3.3.(1) auf ein juveniles Tier hin. Anstelle der kleinen eingeschalteten Phalangen der 3. und 4. Zehe klafft eine Lücke, woraus geschlossen werden kann, daß die betreffenden Phalangen noch aus Knorpelsubstanz bestanden. (Abb. 8b)

Exemplar Nr. 32: Abb. 9; Taf. 7, Fig. 2

Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. 1964 XXIII 100

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Schernfeld bei Eichstätt

Maße: siehe Übersichtstabelle

Erhaltungszustand: Das Skelett wurde in seitlicher Lage eingebettet und blieb im natürlichen Zusammenhang. Im Bereich von Schädel und Wirbelsäule haben stärkere Umkristallisierungen in Kalzit stattgefunden, wodurch Detailbeobachtungen erschwert werden. Die Knochen sind von einem kräftigen Dendritensaum umgeben.

Schädel: Mit 7,5 mm Länge nimmt die große, querovale Orbita mehr als ein Viertel der Schädelänge (27,5 mm) ein. In ihr befinden sich die Reste eines Scleralringes. Vorne wird sie von einem schräg aufsteigenden Jugalefortsatz abgeschlossen. Der Oberrand ist von Kalzit verkrustet. Den Hinterrand bildet das Frontale, das eine große Vorderhirnhemisphäre überwölbt. Der Lobus opticus des Zwischenhirns wird vom Parietale bedeckt.

Bei dem 1 mm vor dem Jugalefortsatz herabhängenden, nach hinten gebogenen Knochenstück handelt es sich wahrscheinlich um einen Fortsatz des Praefrontale, der bei älteren Individuen sich eng an den Jugalefortsatz anschmiegt. Eine Praeorbitalöffnung kann also nicht ausgeschieden werden. Die obere Randlinie des Schädels ist zunächst gerade, biegt aber 6 mm vor der Schnauzenspitze stumpfwinkelig nach oben um. Die wenigen erkennbaren Zähne sind spitz-kegelig und gerade.

Der Unterkiefer ist nach unten herausgeklappt; als Gegenlager zu seinen freien Enden ist der Abdruck je eines kräftigen Quadratus zu beobachten.

Wirbelsäule: Die 7 Wirbel des zurückgekrümmten Halses lassen infolge der Kalzitumkrustung Einzelheiten nicht erkennen: aus dem gleichen Grunde ist auch die übrige Wirbelsäule einer genauen Beobachtung nicht zugänglich.

Ventral des Beckens finden sich die 18 fadenförmigen Parasternalia, an deren Enden teilweise eine Dichotomie vorliegt.

Schultergürtel und Vorderextremität: Scapula und Coracoid sind nur bruchstückhaft erhalten. Der 16,5 mm lange Humerus trägt an seiner auf 6 mm verbreiterten Proximalseite eine kleine mittlere Erhebung.

Die eng zusammenliegenden Zygopodialknochen erreichen bei einer Länge von 21 mm eine mittlere Schaftstärke von 2,5 mm. Die hohlen Röhrenknochen sind an den Gelenkenden von spongiöser Knochensubstanz erfüllt.

Im Carpalbereich lassen sich die Abdrücke von 3 kleinen Carpalia erkennen. Auf der radialen Seite des Carpus entspringt ein 9 mm langes, gebogenes Pteroid.

Das Metacarpale IV ist 17,5 mm lang und erreicht mit 1,5 mm Durchmesser die dreifache Stärke der Metacarpalia I–III.

Die stellenweise aufgebrochenen Flugfingerglieder zeigen, daß auch sie im mittleren Bereich hohl sind. Die gesamte Flugfingerlänge beträgt 72,2 mm.

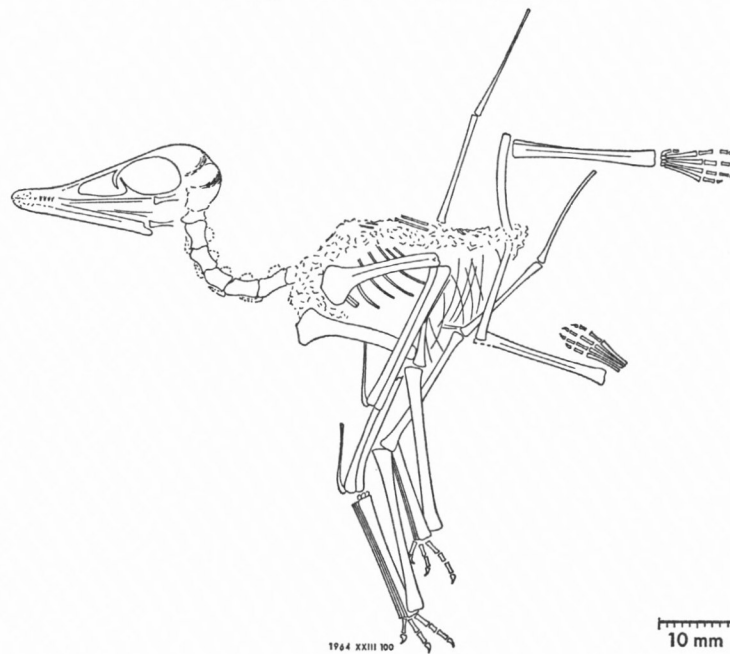


Abb. 9: *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – Juveniles Exemplar (Nr. 32), Ob. Malm, Schernfeld. – Skelett in Fundlage, natürliche Größe. – Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1964 XXIII 100.

Becken und Hinterextremität: Vom Becken ist lediglich ein Iliumast und ein Teil des Pubis zu sehen. Beide Femora stehen nahezu senkrecht vom Becken ab. Ihre proximalen Gelenkköpfe lokalisieren das Acetabulum. Sie sind nach caudad konkav durchgebogen. Rechtwinkelig zu ihnen gelenken die Tibiae. Lateral an die rechte Tibia schmiegt sich ein Knochenstäbchen an, das nach 8 mm auskeilt. Es handelt sich um die rudimentäre Fibula.

Im rechten Tarsus sind drei kugelige Tarsalia der distalen Reihe vorhanden.

Die Metatarsalia I–III sind etwa gleich lang (5,5 mm), das Mt IV ist 1 mm kürzer, während das etwas weiter in den Tarsus hineinragende Mt V nur 1,5 mm Länge erreicht.

Die unvollständige Verknöcherung des Fußskeletts gemäß einer Phalangenformel 2.3.3.3.1 weist auf ein jugendliches Individuum hin. Anstelle der kleinen Phalangen in der 3. und 4. Zehe klaffen entsprechende Lücken. Die 5. Zehe besteht aus einem ganz kurzen nicht krallenförmigen Glied.

Exemplar Nr. 35: Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie Leiden, Inv.Nr. St 18 183
 Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2
 Fundort: Eichstätt
 Maße: siehe Übersichtstabelle

Das vollständig erhaltene Skelett stammt von einem jugendlichen Individuum. Die Art der Bezeichnung sowie die Skelettproportionen erlauben eine gesicherte Zuordnung zu *Pt. micronyx*.

Exemplar Nr. 36: Carnegie Museum Pittsburgh, USA, Inv.Nr. 11 425
 Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2
 Maße: siehe Übersichtstabelle

Vollständiges Exemplar; aufgrund des langen Metacarpus als *Pt. micronyx* zu betrachten. Auffallend und von den Verhältnissen bei dieser Art abweichend ist die relative Kürze des Humerus.

Exemplar Nr. 37: Naturhistorisches Museum Wien (Platte); Senckenberg-Museum Frankfurt a.M. (Gegenplatte), Inv.Nr. R 405
 Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2
 Fundort: ? Eichstätt
 Maße: siehe Übersichtstabelle

Vollständiges, in seitlicher Lage eingebettetes Exemplar. Nach den Proportionen von PCRW und Metacarpus, sowie nach der Art der Bezeichnung gehört es in diese Gruppe, sollte aber wegen des verhältnismäßig langen Schädels besser nur als *Pt. cf. micronyx* bezeichnet werden.

Exemplar Nr. 44: Carnegie Museum Pittsburgh, USA, Inv.Nr. 11 426
 Fundschicht : Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2
 Fundort: „Solnhofen“
 Maße: siehe Übersichtstabelle

Es handelt sich um das größte bisher bekannte Exemplar dieser Art. Es ist vor allem durch seinen schlanken Knochenbau und den sehr verlängerten Metacarpus ausgezeichnet, der den Radius um $\frac{1}{4}$ an Länge übertrifft und fast so lang ist wie das erste Flugfingerglied. Entlang des Halses läßt sich ein Saum von Weichteileindrücken beobachten. Im Bereich des linken Flügels hat die zusammengefaltete Flughaut ihre Spuren hinterlassen.

Bemerkungen:

Waren bei den ersten zwei beschriebenen Stücken von *Pt. micronyx* die Schädel noch nicht bekannt, so konnte H. v. MEYER 1862 (: 47, Taf. 8, Fig. 1–2) ein Exemplar beschreiben, bei dem auch der Schädel vorlag. Dieser besaß die typische Form mit der konkaven oberen Randlinie, wie aus der Abbildung bei H. v. MEYER zu entnehmen ist. Orbita und Nasopraeorbitalöffnung waren von gleicher Länge. Das Original (Exemplar Nr. 41) befindet sich heute in Dresden.

Erst später konnte BROILI (1912: 500) zeigen, daß auch der bei v. MEYER (1859: 31, Taf. 1, Fig. 1) als *Pt. longirostris* und später von diesem (1861: 470) als neue Art, *Pt. pulchellus*, bezeichnete Flugsaurier (Exemplar Nr. 38) ebenfalls zu *Pt. micronyx* zu stellen sei. ZITTEL (1882: 77)

hatte dieses Stück mit *Pt. elegans* vereinigt (vgl. S. 54). Seine Größe (PCRW = 36 mm) und die Fußphalangenformel 2.3.3.4.1 reihen das Exemplar jedoch zwanglos unter die jüngeren Individuen von *Pt. micronyx* ein. Ein *Pt. elegans* wäre bei dieser Körpergröße bereits vollkommen ausgewachsen (vgl. Exemplar Nr. 51).

WINKLER (1870: 1) beschrieb aus dem TEYLER-Museum in Haarlem ein kleines Exemplar (Nr. 34) dieser Art von Schernfeld. Bei der Untersuchung des Originals konnte die Vermutung BROILI's (1912: 496), daß die Maßangaben ungenau seien, bestätigt werden. Insbesondere ergaben sich für Radius und Metacarpus Längenwerte von 25 mm und 19,8 mm und nicht wie bei WINKLER angegeben 23 mm und 22 mm. In der Orbita befindet sich ein gegliederter Scleralkring, was WINKLER (:16) veranlaßte, in dem Exemplar ein juveniles Individuum zu sehen. Indes sind auch bei ausgewachsenen Tieren die Sclerallringe gegliedert (vgl. S. 88). Ein sicheres Kriterium für die Jugendlichkeit ist hingegen die Fußphalangenformel 2.3.3.4.1.

Schließlich sei noch das Original zu ŘÍKOVSKÝ (1925: 163) erwähnt, das dieser unter dem Namen *Pt. elegans* veröffentlichte. WIMAN (1929: 217) hatte es für einen *Pt. „brevirostris“* gehalten. Das Exemplar (Nr. 33) muß aber als ein jugendlicher *Pt. micronyx* angesehen werden; seine Fußphalangenformel lautet 2.3.3.3.1. Die typische Bezahnung (11 Zähne pro Kieferhälfte) sowie die Skelettproportionen schließen eine andere Zuordnung aus. Die verhältnismäßig große Orbita, die ein Drittel des 28 mm langen Schädels einnimmt, ist ein weiteres juveniles Merkmal. Etwas mehr als das vordere Viertel des Schädels ist mit schlanken, nach vorne gebogenen, hinten kurz-kegeligen, geraden Zähnen besetzt. Das bezeichnende Verhältnis von Radius zu Metacarpus beträgt 21,8 : 19,2.

SOEEMMERRING beschrieb 1817 (: 89) in den Denkschriften der Bayerischen Akademie der Wissenschaften ein kleines, fast vollständig erhaltenes Skelett (Exemplar Nr. 29) aus den oberjurassischen Plattenkalken „bey Windischhof ohnweit Eichstädt“, dem heutigen Wintershof. Er begründete darauf eine neue Art „*Ornithocephalus brevirostris*“, von dessen Fledermausnatur er überzeugt war. Das Stück befand sich zu dieser Zeit in der Sammlung des „Municipalrathes“ GRASEGGER in Neuburg a. Donau und galt dort als das Gerippe eines Frosches.

ZITTEL (1882: 78), der das Exemplar einer neuerlichen kritischen Bearbeitung unterzog, berichtet, daß „im Jahre 1879 die Erben des Herrn Magistratsrathes Grasegger die werthvolle und historisch wichtige Versteinerung im hiesigen (Münchener) palaeontologischen Museum deponirten.“

Seit dieser Zeit war der Aufbewahrungsort des Stückes nicht bekannt, bis beide Platten (Platte und Gegenplatte) im Juli 1969 von Herrn Dr. V. JANICKE, München, in der Schulsammlung des DESCARTES-Gymnasiums in Neuburg a.D. wiederentdeckt wurden und nach München entliehen werden konnten.

Die Schnauzenspitze des nur 25 mm langen Schädels ist offensichtlich beschädigt, jedoch dürfte kaum mehr als 1 mm fehlen. Zähne sind nur vereinzelt in einer Kalzitmasse kurz und kegelig zugespitzt wahrnehmbar. Die mit 8 mm im Verhältnis zur Schädelänge große Orbita unterstreicht die Jugendlichkeit des Tieres. (vgl. S. 88)

Widersprüchliche Angaben liegen im Hinblick auf die Fußphalangenzahl vor. Während aus den Beobachtungen von SOEEMMERRING (1817: 97) als Phalangenformel 2.3.3.3.1 resultiert, beobachtete ZITTEL (1882: 79) Zehenglieder entsprechend einer Fußphalangenformel von 2.3.4.5.1.

Die Untersuchungen des Originals veranlassen mich, beide Angaben zu bestätigen: Unter Berücksichtigung der tatsächlich verknöcherten Phalangen ergibt sich die ausgesprochen juvenile Fußphalangenformel 2.3.3.3.1. Die von ZITTEL mitgezählten kleinen Phalangen in der 3. und 4. Zehe sind nicht verknöchert, sondern nur im Abdruck überliefert. Sie müssen beim Tod des Tieres noch in knorpeliger Erhaltung vorgelegen haben. (vgl. S. 93)

Was die systematische Zuordnung dieses ausgesprochen jugendlichen Individuums betrifft, so können aus dem Bezahnungstypus wegen der ungenügenden Erhaltung wenig Anhaltspunkte entnommen werden. Die Bezahnung umfaßt das vordere Viertel der Schädelänge; sie reicht nicht bis unter die Nares. Diese Verhältnisse sind bei 3 Arten anzutreffen: *Pterodactylus suevicus*, *elegans* und *micronyx*. (vgl. S. 96)

Die Skelettproportionen der beiden bekannten, adulten, Exemplare von *Pt. suevicus* lassen einen gegenüber dem Unterarm sehr viel längeren Metacarpus erkennen. Die Zahnform ist zudem schlank, lang und etwas gekrümmt.

Das Gebiß von *Pt. elegans* zeichnet sich durch lange, dünne, sehr spitze, nach vorne gerichtete Zähne aus. Gleichgroße Exemplare (PCRW = 30 mm) besitzen außerdem einen um $\frac{1}{3}$ längeren Schädel als *Pt. „brevirostris“* und sind nicht mehr juvenil.

Einzig mit *Pt. micronyx* stimmt *Pt. „brevirostris“* im Umfang und im Typus der Bezahnung, soweit sie erkennbar ist, überein. Für diese Zuordnung spricht auch der relativ lange Metacarpus. Allerdings ist die Halslänge im Vergleich zu etwa gleichgroßen Jugendexemplaren von *Pt. micronyx* (Nr. 32) wesentlich geringer. (vgl. Abb. 22)

Daraus allein die Eigenständigkeit von *Pt. „brevirostris“* als Art abzuleiten, halte ich nicht für gerechtfertigt. Die genannte Abweichung könnte auch in einem Geschlechtsdimorphismus begründet sein, wie er aufgrund ähnlicher Feststellungen bei *Pt. kochi* vermutet werden kann. (vgl. S. 104)

So lange diese Frage nicht entschieden ist, halte ich eine Zuordnung zu *Pt. micronyx* für wahrscheinlich und möchte deshalb *Pt. „brevirostris“* mit den Zeichen der offenen Nomenklatur an diese Art anschließen als *Pterodactylus* aff. *micronyx* H.v.M., juv..

Bereits WIMAN (1929: 220) setzte *Pt. „brevirostris“* in engere Beziehung zu *Pt. micronyx*, ohne allerdings eine spezifische Vereinigung mit diesem vorzunehmen. Eine indirekte Bestätigung der hier dargelegten systematischen Zuordnung lieferte WIMAN auch damit, daß er das Original zu ŘÍKOVSKÝ (1925: 163) (Nr. 33) mit *Pt. „brevirostris“* vereinigte. Daß dieses Stück als Jugendexemplar von *Pt. micronyx* zu gelten hat, wurde bereits gezeigt. (vgl. S. 46)

Es sei noch erwähnt, daß LYDEKKER (1888: 3) für *Pt. „brevirostris“*, den er mit *Pt. „meyeri“* (= *Pt. kochi* juv.) vereinigte, eine neue Gattung, *Ptenodracon*, errichtete. Kennzeichnend dafür sollte sein: ein sehr kurzer Schädel mit abgestumpfter Schnauze, die nicht in ein „Rostrum“ ausläuft, die Beschränkung der Bezahnung auf die vorderen Kieferabschnitte, die fehlende Trennung zwischen Naris und Praeorbitalöffnung und die vergleichsweise kurzen Halswirbel.

Die Bezahnung nimmt auch beim adulten *Pt. micronyx* nur das vordere Drittel des Schädels ein, während die übrigen Merkmale – fehlende Praeorbitalöffnung, kurze Halswirbel und kurze Schnauze – alle auf den juvenilen Zustand zurückzuführen sind.

Darüberhinaus hält HOOLEY (1913: 416) nicht nur an der Gattung *Ptenodracon* fest, sondern trennt sie sogar in Form einer Unterfamilie, Ptenodraconinae, von den Pterodactylinae ab.

Zuletzt erscheint *Ptenodracon* bei O. KUHN (1967: 34) als Genus („Generotypus *Pt. brevirostris* Sömmering = *meyeri* Münster“), allerdings mit dem einschränkenden Hinweis: „Die Unterschiede gegenüber *Pterodactylus* beruhen auf juvenilem Zustand.“

***Pterodactylus elegans* WAGNER, 1861**

Abb. 10; Taf. 8, Fig. 1-4; Taf. 9, Fig. 1-4; Taf. 10, Fig. 1

- * 1861 *Pterodactylus elegans*. – WAGNER, Charakteristik neuen Flugeidechse, S. 363, (Nr. 47)
- v 1882 *Pterodactylus elegans* A. Wagner. – ZITTEL, Über Flugsaurier, S. 73, Taf. 13, Fig. 2 (bezieht sich auf Erläuterung für Fig. 3), (Nr. 46)
- v 1882 *Pterodactylus elegans* A. WAGNER. – ZITTEL, ebenda, S. 75, Taf. 13, Fig. 3 (bezieht sich auf Erläuterung für Fig. 2), (Nr. 45)
- v 1964 *Pterodactylus spec.* – MAYR, Naturwiss. Samml., S. 22, Abb. 2, (Nr. 50)
- v non 1925 *Pterodactylus elegans* A. WAGNER. – RÍKOVSKÝ, *Pt. elegans*, S. 163, Abb. 3, (Nr. 33); (= *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER)
- v non 1925 *Pterodactylus elegans* Wagner. – BROILI, *Pt.* mit Resten der Flughaut, S. 23, Taf. 1-3, (Nr. 11); (= *Pterodactylus kochi* (WAGNER))
- non 1941 *Pterodactylus elegans* Wagner. – EDINGER, Brain of *Pt.*, S. 665, Taf. 1, (Nr. 10); (= *Pterodactylus kochi* (WAGNER))

Neotypusfestlegung: Taf. 8, Fig. 1-2

Der ursprüngliche Holotypus, das Original zu A. WAGNER 1861 (:363), ist vermutlich 1944 durch Kriegseinwirkung verlorengegangen. Da das Stück nie abgebildet wurde, liegen uns außer der kurzen Beschreibung durch WAGNER nur die von ZITTEL (1882: 77) überlieferten Maße vor.

Es ergibt sich somit die Notwendigkeit, für *Pterodactylus elegans* einen Neotypus zu designieren, wofür das Original zu ZITTEL (1882, Taf. 13, Fig. 3) ausgewählt wurde. Das Exemplar (Nr. 45) befindet sich in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München (Inventar-Nr. 1875 XIV 501).

Stratum typicum: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Locus typicus: Nach der Gesteinsbeschaffenheit kann die Platte nur aus der Gegend von Eichstätt stammen, obwohl ZITTEL 1882 (Tafelerklärung zu Fig. 3, irrtümlich auf die Fig. 2 bezogen) angibt: „aus dem lithographischen Schiefer von Solenhofen.“

Diagnose: Kleine Art; Schädel und Hals relativ kürzer als bei *Pt. antiquus*; Metacarpus länger als bei *Pt. kochi*, aber kürzer als bei *Pt. micronyx*, außerdem stets kürzer als der Humerus. Schädelform niedrig, langgestreckt, meist mit konkaver, oberer Randlinie des Praemaxillare.

Bezahnung auf das vordere Viertel der Schädelänge beschränkt. Je nach Altersstadium 15 – 38 Zähne pro Kieferhälfte. Zahntypus: lang, schlank, sehr spitz, dicht stehend, von rundem Querschnitt, leicht gekrümmt und schräg nach vorne gerichtet. Die hinteren Zähne sind kürzer, aber mit entgegengesetzter Krümmung nach vorne gerichtet.

Orbita niedrig, queroval. Naris nicht länger als die Orbita. Nasalefortsatz trennt unvollständig eine kleine Praeorbitalöffnung ab. Quadratum annähernd in der geradlinigen Fortsetzung des Oberkieferunterrandes, horizontal.

$\frac{2}{5}$ des Unterkiefers sind in einer Symphyse verwachsen. Halswirbel relativ kurz, mit halb-kreisförmiger Neuralcrista.

Bisher bekannter Größenbereich: Schädelänge 33–55 mm

PCRW 30–46 mm

Juvenile Exemplare bisher nicht bekannt.

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2; Eichstätt.

Material:

Exemplar-Nr.

- 45: Orig. zu ZITTEL 1882: 75, Taf. 13, Fig. 3; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. 1875 XIV 501.
- 46: Orig. zu ZITTEL 1882: 73, Taf. 13, Fig. 2; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1867 II 1.
- 47: Beleg zu WAGNER 1861: 363; Fundort: „lithographischer Schiefer Bayerns“; Aufbewahrung: verloren (früher München).
- 48: Orig. zu dieser Arbeit: 52, Abb. 10d; Taf. 8, Fig. 3; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Paläont. Inst. u. Mus. Universität Zürich, Inv.Nr. A/III 100.
- 49: Orig. zu dieser Arbeit: 52, Taf. 9, Fig. 1–2; Abb. 10c; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Museum Bergér Harthof bei Eichstätt.
- 50: Orig. zu MAYR 1964: 22, Abb. 2; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt, Inv.Nr. 1950. 33.
- 51: Orig. zu dieser Arbeit: 53, Taf. 9, Fig. 3–4; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Museum Bergér Harthof bei Eichstätt.
- 52: Orig. zu dieser Arbeit: 53, Taf. 10, Fig. 1; Fundort: Schernfeld; Aufbewahrung: Geologisches Inst. der Universität Erlangen.

Maße: siehe Übersichtstabelle

Beschreibung des Neotypus

Schädel: Cranium und Unterkiefer zeigen sich infolge Verdrückung schräg von unten. Das Hinterhaupt wurde im Bereich der beiden Schläfengruben stark zusammengepreßt. Das die Endhirnhemisphären überwölbende Frontale dagegen ist gut erhalten.

Die Umrahmung der Orbita ist rechts von außen, links von innen sichtbar. Sie wird hinten vom Frontale, mehr innen vom Postfrontale begrenzt. Der wohl vom Jugale hergestellte Unterrand ist nicht überliefert. Oben, hinter dem aufsteigenden Jugalefortsatz, ragt ein kleines Lacrymale in die Orbita.

Etwa ein mm vor dem Jugalefortsatz teilt ein zarter Nasalefortsatz, der ungefähr senkrecht vom Praemaxillare herabhängt, eine schmale Praeorbitallücke ab. Davor befindet sich eine etwa 4 mm lange Nasenöffnung, deren Begrenzung oben vom Praemaxillare, vorne und unten von der sehr dünnen Knochenwand des Maxillare und ganz hinten noch vom Jugale, das dem Maxillare außen aufliegt, gebildet wird.

Das Praemaxillare kann nach hinten nicht weiter verfolgt werden, ebensowenig nach vorne, wo 6 mm der Schnauzenspitze abgebrochen sind. So ist auch die Anzahl der dem Praemaxillare entspringenden Zähne nicht zu ermitteln.

Die Oberkieferzähne sind als Abdrücke überliefert; sie sind auf das vordere Viertel des Schädels beschränkt. 16 Zähnen im Oberkiefer stehen 15 im Unterkiefer gegenüber. Sie folgen dicht aufeinander, sind lang, schlank, schräg nach vorne gerichtet und z. T. leicht gekrümmt und spitz. Die letzten 5–6 Zähne werden deutlich kleiner.

Zwischen den Unterkieferästen liegt ein Pterygoid, vermutlich das von ZITTEL (1882: 74) als „Keilbein“ (= Sphenoid) gedeutete kleine Knochenstück. Charakteristisch sind vor allem die beiden medianen, dornartigen Fortsätze, wie sie in übereinstimmender Form auch bei Exemplar Nr. 30 (vgl. S. 41) beobachtet wurden. Noch in Gelenkung mit dem Unterkiefer befinden sich die beiden Quadrata, wobei das linke von seiner medianen Seite sichtbar ist. Davor ist die Vorderspitze des Quadratojugale zu sehen. (Abb. 10a)

Der Unterkiefer ist vorne in einer 10 mm langen Symphyse mit deutlicher Naht verwachsen. Er ist in diesem Bereich kaum mehr als 2 mm breit. Das abgeschrägte Hinterende wird von einem Articulare eingenommen. An dieses anschließend erstreckt sich das Angulare 7 mm weit nach vorne und endet spitz am Unterrand. Der Verlauf des Surangulare kann nicht verfolgt werden. Der linke Unterkieferast zeigt von innen das Spleniale.

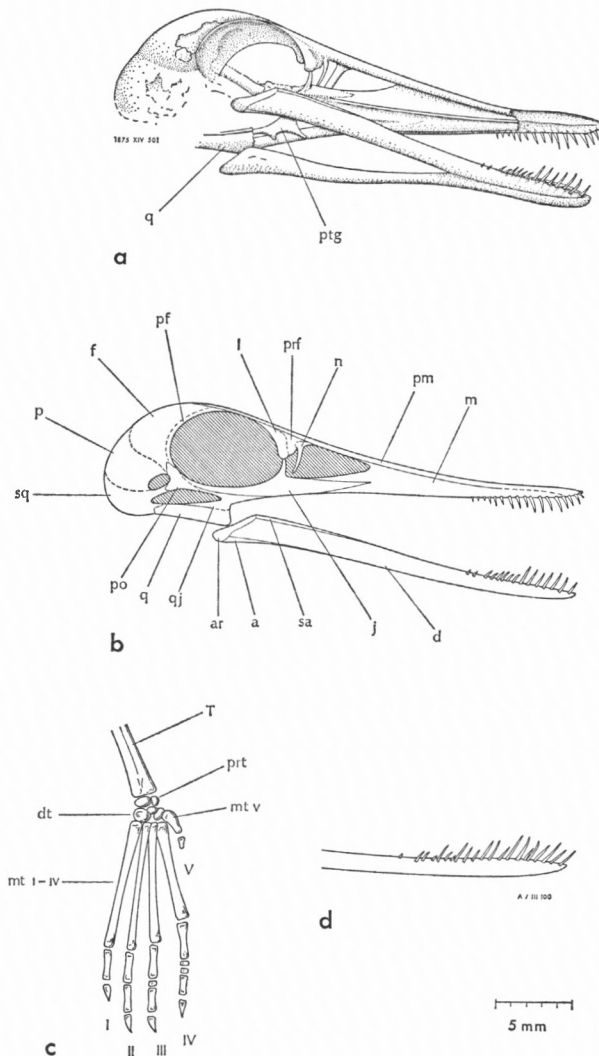


Abb. 10: *Pterodactylus elegans* WAGNER. – Ob. Malm, Eichstätt. – a: Neotypus, Exemplar Nr. 45, Schädel in Fundlage. – b: wie a) Schädel, Rekonstruktion. – c: linker Fuß, Exemplar Nr. 49, Museum Bergér, Harthof. – d: Unterkiefer, bezahnter Teil, Exemplar Nr. 48, Paläont. Inst. u. Museum Zürich, Inv. Nr. A/III 100. (Abkürzungen S. 12)

Wirbelsäule: Der Hals ist kreisförmig so weit zurückgekrümmt, daß das Hinterhaupt die Scapula berührt. Der Zusammenhang mit dem Schädel blieb bestehen; vom Atlas sind keinerlei Reste zu sehen. Der erste sichtbare, etwa 2 mm lange Halswirbel mit einer kleinen Neuralcrista muß als Epistropheus gedeutet werden. Darauf folgen der 3. und 4. Wirbel von je 3,5 mm Länge und einer relativ hohen, gerundeten Neuralcrista. Der 5. Cervicalwirbel ist mit 4 mm, wie üblich, der längste, aber dabei von gleicher Form wie die beiden vorhergehenden

sowie die beiden nachfolgenden Halswirbel. Soweit der Erhaltungszustand es erlaubt, können ventral eng anliegende Hypapophysen beobachtet werden.

Die praecaudale Rumpfwirbelsäule (PCRW) umfaßt 18 Wirbel, von denen 4 auf das Sacrum entfallen dürften. Während der erste Rumpfwirbel noch eine ähnliche Neuralcrista besitzt wie die Halswirbel, ist bei den folgenden ein schmaler, hoher Dornfortsatz ausgebildet. Die ersten 11 Rumpfwirbel sind rippentragend. Das Sacrum wird vom rechten Ilium verdeckt. Ein etwa 5 mm langer Schwanz besteht aus rund 10 kleinen, kurzen Wirbeln.

Entsprechend ihrer natürlichen Lage befinden sich ventral der Lendengegend die 6 Bögen des Gastralskeletts. Ein Bogen besteht jeweils aus drei etwa 7 mm langen beiderseits zugespitzten Knochenfäden.

Schultergürtel und Vorderextremität: Ventral des 1. Rumpfwirbels liegt ein kräftiges, 9 mm langes Coracoid der rechten Körperseite. Mit seinem distalen Ende ist es mit dem Sternum verwachsen, das unter dem rechten Humerus zum Vorschein kommt. Proximal besitzt das Coracoid zwei große Gelenkköpfe, zwischen denen eine Einbuchtung liegt, die in Verbindung mit der Scapula die Fossa glenoidalis zur Aufnahme des Humerus zusammensetzt. Von der linken Scapula ist das Distalende zu erkennen.

Die 15 mm langen Humeri liegen parallel zueinander, ihre proximalen Enden sind teilweise ausgebrochen. Spitzwinkelig schließen sich die Vorderarme an, wobei Radius und Ulna sehr eng neben- und übereinanderliegen. Im Bereich der Handwurzel sind keine klaren Umrisse wahrzunehmen.

Das Metacarpale des Flugfingers erreicht die dreifache Stärke der übrigen Metacarpalia.

Die ersten drei Finger besitzen auffallend kurze Krallen. Die Phalangenformel der Hand entspricht der Normalausbildung 2.3.4.4.0. Die ersten Phalangen sind jeweils die längsten. Das Distalende der letzten Flugfingerphalange ist etwas verbreitert und abgestumpft.

Becken und Hinterextremität: In der Beckenregion lassen sich von der rechten Seite ein Iliumast und ein Ischium unterscheiden, das vom Femur teilweise verdeckt wird.

Die Femora sind leicht gebogen und median längsgefurcht. Die längere Tibia ist gerade-gestreckt. Am proximalen Ende läßt sich auf der caudalen Seite ein 6 mm langes, nadelförmiges Fibularrudiment verfolgen. Am linken Bein kommt der Tarsus einigermaßen deutlich zum Vorschein: Zwei kugeligen Elementen in der proximalen Reihe stehen 3 Tarsalia in der distalen Reihe gegenüber, wobei das größere auf der lateralen Seite zur Stützung der Metatarsalia IV und V dient. Die Phalangenformel des Fußes entspricht derjenigen ausgewachsener Individuen und lautet 2.3.4.5.1.

Die 5. Zehe besteht aus einem nur 0,6 mm langen, nicht krallenförmigen Glied, welches einem kurzen, proximal verbreiterten 1,5 mm langen Metatarsale folgt.

Maße des Neotypus

Schädel

Schädellänge	33
Orbitalänge	5,5
Praeorbitalänge	1,5
Narislänge	4
Unterkieferlänge	25
UK-Symphyse	10

Wirbelsäule

Halslänge (7 Wirbel)	21
praecaudale Rumpfwirbelsäule (PCRW)	33
Schwanz	5

Schultergürtel und Vorderextremität

Coracoid	10,5			
Humeruslänge	15,0			
Radiuslänge	20			
Metacarpale IV	16,5			
Flugfingerphalangen	21,3;	19,5;	15,5;	13,8
Gesamtlänge des Flugfingers	70,1			

Hinterextremität

Femurlänge	12,5				
Tibiallänge	17,5				
Metatarsale I–V	7,7;	7,7;	7,0;	6,0;	4,5
Phalangen der 1. Zehe	1,8;	0,8			
Phalangen der 2. Zehe	2,0;	1,4;	1,0		
Phalangen der 3. Zehe	1,9;	0,4;	1,4;	1,0	
Phalangen der 4. Zehe	2,1;	0,4;	0,3;	1,0;	0,9
Phalangen der 5. Zehe	0,6				

Beschreibung weiterer Exemplare von *Pt. elegans*

Exemplar Nr. 46: Taf. 8, Fig. 4

Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1867 II 1

Fundsicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt (Blumenberg)

Maße: siehe Übersichtstabelle

Es handelt sich um das Original zu ZITTEL (1882: Taf. 13, Fig. 2). Das Skelett stimmt mit dem beschriebenen Neotypus in allen Einzelheiten überein. Der Beschreibung von ZITTEL ist hinzuzufügen, daß im Bereich der Leibeshöhle die fadenförmigen Elemente der 6 Gastralbögen vorhanden sind. Die Formel der allerdings etwas dislozierten Fußphalangen, 2.3.4.5.1, lassen auf ein adultes Tier schließen.

Exemplar Nr. 48: Taf. 8, Fig. 3

Paläontologisches Institut u. Museum der Universität Zürich, Inv.Nr. A/III 100

Fundsicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt

Maße: siehe Übersichtstabelle

Die typische *elegans*-Bezahnung ist vor allem im Unterkiefer gut erhalten (Abb. 10d), in dem pro Kieferseite 20 Zähne sitzen. Im Bereich der Orbita liegen die beiden aus Einzelplättchen zusammengesetzten Scleralringe. Ventral des linken Humerus befindet sich das Sternum mit einer bis 5 mm verbreiterten Sternalplatte. An der Cristospina ist die Verwachsung mit dem rechten Coracoid wahrzunehmen. Die 1. Flugfingerphalange des rechten Flügels ist am Proximalende gebrochen. Da der Bruch wahrscheinlich zu Lebzeiten des Tieres erfolgte, dürfte er als Todesursache anzunehmen sein. (vgl. Abb. 26a; S. 113).

Exemplar Nr. 49: Taf. 9, Fig. 1–2

Museum Bergér, Harthof bei Eichstätt

Fundsicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt (Blumenberg)

Maße: siehe Übersichtstabelle

Die Bezahnung erstreckt sich auch hier nur auf das vordere Viertel des Schädels und umfaßt im Oberkiefer etwa 20, im Unterkiefer 19 Zähne in der für die Art typischen Ausbildung. Gegenüber den anderen Exemplaren von *Pt. elegans* ist hier vor allem der Tarsus der linken Extremität sehr gut erhalten (Abb. 10c). Es sind in der proximalen Reihe zwei und in der distalen Reihe drei Tarsalia zu unterscheiden. Die Einlenkung des 5. Metatarsalknochens liegt lateral in Höhe der distalen Tarsalia. Wie aus der Phalangenformel des Fußes, 2.3.4.5.1, ersichtlich, handelt es sich um ein adultes Individuum.

Exemplar Nr. 50: Orig. zu MAYR 1964, Abb. 2;

Philosophisch-Theologische Hochschule, Eichstätt, Inv.Nr. 1950. 33

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt

Maße: siehe Übersichtstabelle

Das Exemplar ist sehr gut und vollständig erhalten. In der 7 mm langen Orbita liegt noch der Scleralring mit einer inneren Öffnung von 2,8 mm Durchmesser. Die vorderen 10 mm der Schnauze sind bezahnt: im Oberkiefer mit 17, im Unterkiefer mit 15 Zähnen pro Kieferseite.

Die Rumpfwirbel besitzen kräftige Dornfortsätze. In der Leibeshöhle befinden sich noch die Parasternalia. Unter fadenförmigen Elementen ist auch ein geknicktes Mittelstück zu erkennen.

Die Femora stehen rechtwinkelig vom Becken ab. Am Proximalende der rechten Tibia kann ein Fibularudiment unterschieden werden. Die Phalangenformel des Fußes entspricht mit 2.3.4.5.1. derjenigen adulter Tiere.

Exemplar Nr. 51: Taf. 9, Fig. 3-4

Museum Bergér, Harthof bei Eichstätt

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt (Blumenberg)

Maße: siehe Übersichtstabelle

Mit 43,5 mm Schädellänge erreicht dieses sehr gut erhaltene Skelett fast die Größe des *Pt. „spectabilis“* (= *antiquus*). In der Orbita befindet sich noch ein Scleralring mit einer inneren Öffnung von 3,2 mm. Der linke Scleralring ist schon vor der Einbettung aus dem Schädel herausgefallen und kam, völlig im Zusammenhang, knapp über dem Schädel zu liegen. Er zeigt seine Medianseite und macht deutlich, daß der Ring, aus Einzelplättchen zusammengesetzt, an seinem Lochrand nach median eingestülpt war. Die Bezahnung ist auf die vorderen Kieferpartien beschränkt. Im Unterkiefer können auf einer Seite 21 Zähne festgestellt werden.

Exemplar Nr. 52: Taf. 10, Fig. 1

Geologisches Institut der Universität Erlangen

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt (Schernfeld)

Maße: siehe Übersichtstabelle

Mit einer Schädellänge von 55 mm ist es das größte bisher bekannte Exemplar von *Pt. elegans*. Abweichend von den sonst üblichen Verhältnissen bei dieser Art reicht die Bezahnung weiter zurück und nimmt etwa das vordere Drittel der Schädellänge ein. Entsprechend ist auch die Zahl der Zähne vermehrt. Im Unterkiefer lassen sich pro Kieferhälfte 38 schlanke, lange,

gebogene und dicht stehende Zähne beobachten. Im Oberkiefer läßt der Erhaltungszustand die genaue Zahnzahl nicht ermitteln. Es ist aber anzunehmen, daß sie ebenso groß wie im Unterkiefer war. Danach ergibt sich insgesamt eine Bestückung mit 152 Zähnen, was unwillkürlich an das Reusengebiß von *Ctenochasma* erinnert, deren kleinster Vertreter (Orig. zu BROILI 1936) bereits über 200 Zähne besitzt und dabei die doppelte Größe erreicht. Die einzelnen Zähne werden bei *Ctenochasma* aber wesentlich länger und entspringen seitlich in den Kiefernändern.

Bemerkungen

WAGNER (1861: 363) hat bei der Errichtung seiner Art. *Pt. elegans*, keine Abbildung des Stückes gegeben und auch ZITTEL (1882: 73) hat es vorgezogen, den Holotypus nicht abzubilden, „da das Wagner'sche Original nicht günstig erhalten ist.“

Nach dem Verlust des Originals ist es somit schwierig, zu beurteilen, ob wir heute noch dasselbe unter *Pt. elegans* verstehen wie WAGNER. Leider kommt hinzu, daß das charakteristische Merkmal der Bezahnung beim Typus nicht beobachtbar war („Zähne sind nicht ersichtlich“), und ein Hinweis auf den ontogenetischen Status des Exemplares der kurzen Beschreibung WAGNER's nicht zu entnehmen ist. Seine anfängliche Vermutung, es könne sich um ein „halbwüchsiges Individuum von *Pt. kochii*“ handeln, gibt er unter Hinweis auf die „fein und zierlich“ geformten Knochen wieder auf und betont, daß auch die Verschiedenheit in der Größe mit zu den Art-Unterschieden gehöre; denn „ein alter Mops ist trotz der Ähnlichkeit seines Habitus doch kein junger Bullenbeißer und ein alter Schakal kein junger Wolf.“

ZITTEL (1882: 75), der ja das Original WAGNER's kannte, stellt aber fest: „Dem Original-Exemplar am nächsten steht das zierliche Skelett Taf. XIII, Fig. 3.“ Es ist das Exemplar Nr. 45, welches hier als Neotypus gewählt wurde.

Zu *Pt. elegans* rechneten ZITTEL (1882: 76) und später auch WIMAN (1925: 21) das im Teyler-Museum, Haarlem, befindliche, von WINKLER (1874: 377) als junger *Pt. kochi* beschriebene Exemplar. Die Untersuchung des Originals ergab jedoch, daß zu *Pt. elegans* keine Beziehungen bestehen. (vgl. WELLNHOFER 1968: 113). Vielmehr darf aufgrund der kurzen, geraden, kegeligen Zähne sowie der Sklettproportionen doch auf einen sehr jungen *Pt. kochi* geschlossen werden, zumal auch die Phalangenformel des Fußes für ein juveniles Alter spricht. (vgl. S. 33)

Mit *Pt. elegans* synonym setzt ZITTEL (1882: 77) auch das Original zu H. v. MEYER (1859: 31, Taf. 1, Fig. 1), das dieser später (1861: 470) als *Pt. pulchellus* benannte. (Exemplar Nr. 38). Wie aber schon BROILI darlegen konnte (1912: 500), handelt es sich bei diesem, heute im British Museum London befindlichen Stück um einen *Pt. micronyx*. (vgl. S. 46)

Mit *Pt. elegans* kann das unter diesem Namen beschriebene Original zu ŘÍKOVSKÝ (1925: 163) ebenfalls nicht vereinigt werden. Das hat bereits WIMAN (1929) erkannt, der das Stück aufgrund der Skelettproportionen für einen *Pt. „brevirostris“* hielt. Bei der Untersuchung des Originals in Brünn konnte ich mich davon überzeugen, daß es sich zunächst einmal um ein sehr jugendliches Individuum handelte (Fußphalangenformel: 2.3.3.3.1), bei einer PCRW-Länge von 33 mm aber bereits ausgewachsenen Exemplaren von *Pt. elegans* gleichkommt (z.B. Exemplar Nr. 49). Zudem erreicht die Schädellänge nur 28 mm gegenüber 42 mm bei *Pt. elegans* gleicher Rumpflänge. Da auch die Bezahnung nicht dem typischen *elegans*-Habitus entspricht, muß es sich um ein juveniles Tier einer anderen, größeren Art handeln. Wie bereits gezeigt wurde (vgl. S. 46), kommt dafür nur *Pt. micronyx* in Frage.

Im übrigen handelt es sich bei dem von ŘÍKOVSKÝ (1925: Abb. 1 u. 3) als Sternum abgebildeten und beschriebenen Skelettelement um nichts weiter als das proximale Ende des rechten Humerus. Das Sternum selbst

befindet sich auf der Platte in dem Dreieck Coracoid – Humerus – Radius und wurde in der Abb. 3 wegetuschiert.

BROILI beschrieb 1925 (: 23) einen kleinen „*Pterodactylus* mit Resten der Flughaut“ als *Pt. elegans*. Wenn auch das Stück nicht gut erhalten ist, kann doch mit Sicherheit eine Zugehörigkeit zu dieser Art ausgeschlossen werden. Namentlich die kurz-kegelige Zahnform, der relativ lange Schädel und der kurze Metacarpus lassen das Exemplar als einen jüngeren *Pt. kochi* gelten (vgl. S. 34).

Zuletzt wurde 1941 durch T. EDINGER ein in Cambridge (Mass., USA) befindliches Exemplar (Nr. 10) unter dem Namen *Pt. elegans* veröffentlicht, welches vor allem durch seine günstige Schädelerhaltung Untersuchungen über den Bau des Gehirns ermöglichte. Auch hier spricht die Bezahnung mit aufrecht stehenden, kurzen, Kegelzähnen gegen eine Zuordnung zu *Pt. elegans*. Da die Fußphalangenformel, 2.3.3.3.1, auf ein jugendliches Tier schließen läßt, kommt *Pt. kochi* in Betracht, was durch den Verlauf der Kurven des allometrischen Wachstums von Schädel, Hals und Metacarpus (Abb. 21) bestätigt wird.

***Pterodactylus suevicus* QUENSTEDT, 1855**

Abb. 20A

- 1854 *Pterodactylus württembergicus*. – QUENSTEDT, N. Jb. Min., S. 570, (Nr. 53)
- * 1855 *Pterodactylus suevicus*. – QUENSTEDT, Über *Pt. suevicus*, S. 34, 1 Taf., (Nr. 53)
- 1855 *Pterodactylus württembergicus*. – H. v. MEYER, N. Jb. Min., S. 809, (Nr. 53)
- 1858 *Pterodactylus eurychirus*. – WAGNER, Neue Beitr., S. 444, Taf. 15, Fig. 1, (Nr. 54)
- 1858 *Pterodactylus suevicus eurychirus* Wagn. – WAGNER, ebenda, S. 516, (Nr. 54)
- 1859 *Pterodactylus württembergicus*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 50, (Nr. 53)
- 1870 *Cynorhamphus suevicus* (Quenstedt). – SEELEY, Ornithosauria, S. 111, (Nr. 53)
- 1888 *Cynorhamphus suevicus* (Quenstedt). – LYDEKKER, Cat. foss. Rept., S. 10, (Nr. 53)
- 1901 *Cynorhamphus suevicus*. – SEELEY, Dragons, S. 169–170, Fig. 60–62, (Nr. 53)
- 1907 *Pterodactylus suevicus* QUENSTEDT. – PLIENINGER, Pterosaurier Schwabens, S. 261, Taf. 18, (Nr. 53)
- 1925 *Pterodactylus suevicus* QUENST. – WIMAN, *Pt. Westmani*, S. 15, Fig. 10, (Nr. 53)
- non 1878 *Pterodactylus suevicus*, Qu. – O. FRAAS, Palaeontographica, 25, S. 163, Taf. 22, (Nr. 58); (= *Pterodactylus longicollum* H. v. MEYER)

Holotypus: Orig. zu QUENSTEDT 1855: 34, 1 Taf.; zuletzt abgebildet und beschrieben bei PLIENINGER 1907: 261, Taf. 18. Institut u. Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.

Stratum typicum: Nusplinger Schieferkalke, Malm Zeta 1
(nach GEYER & GWINNER 1964: 72)

Locus typicus: Nusplingen, Württemberg

Maße des Holotypus: siehe Übersichtstabelle

Diagnose: Große *Pterodactylus*-Art mit folgenden Besonderheiten: Bezahnung mit dünnen, spitzen, langen Zähnen auf die vorderen Kieferabschnitte beschränkt. Umriß der Sternalplatte rundlich; Scapula und Coracoid nicht synostisch verwachsen; Größenabnahme vom 1. bis zum 4. Flugfingerglied gering; Halswirbel kurz, Metacarpus bedeutend länger als der Unterarm.

Vorkommen: Nusplinger Schieferkalke, Malm Zeta 1, Nusplingen; Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2, Eichstätt.

Material:

Exemplar Nr.

53: Orig. zu QUENSTEDT 1855: 34, 1 Taf., Holotypus; Fundort: Nusplingen; Aufbewahrung: Inst. u. Mus. f. Geologie u. Paläontologie d. Univ. Tübingen.

54: Orig. zu WAGNER 1858: 444, Taf. 15, Fig. 1, (*Pt. „eurychirus“*); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: verloren (früher München).

Maße: siehe Übersichtstabelle

Bemerkungen:

QUENSTEDT (1854: 570) hatte in einer brieflichen Mitteilung an Prof. BRONN das Stück zunächst als *Pterodactylus württembergicus* angekündigt, aber ein Jahr später bei der Beschreibung den Artnamen *suevicus* verwendet.

H. v. MEYER hat (1855) denn auch dem ersteren Namen die Priorität eingeräumt. Seitdem war aber im Schrifttum nur noch der Name *suevicus* gebräuchlich, so daß gemäß den IRZN (Art. 23 b) der Name „*württembergicus*“ als nomen oblitum zu betrachten ist. (vgl. auch PLIENINGER 1907: 277)

SEELEY (1870: 111) errichtete für *Pt. suevicus* die Gattung *Cynorhamphus*. Wie PLIENINGER (1907: 276) bereits darlegte, beruhte die Begründung der neuen Gattung auf Verschiedenheiten, die teils zu einer generischen Abtrennung von *Pterodactylus* nicht hinreichen, teils aber am Original selbst gar nicht existieren.

Für die Eingliederung der Art *suevicus* in die Gattung *Pterodactylus* sprechen vielmehr die Trennung von Scapula und Coracoid sowie die Form des Sternums. Auch das Becken, soweit es erhalten ist, besitzt die typische Form des Iliums und der Praepubes von *Pterodactylus*. Die übrigen Beckenknochen sind zu stark beschädigt, als daß über ihre Lage und Form Klarheit zu erhalten wäre. Aus diesem Grunde erscheint mir die Beckenrekonstruktion durch PLIENINGER (1907: 273, Fig. 27) nicht ganz gesichert.

WAGNER's Art *Pt. eurychirus* (1858: 444) basierte auf einem fragmentarischen Exemplar, das im wesentlichen nur aus den beiden Vordergliedmaßen, Tibia und Hinterfuß bestand. WAGNER (: 445) erwähnt noch, daß auch ein Schulterblatt erhalten und ein Coracoid „nicht aufbewahrt“ ist. In seiner Abbildung (Taf. 15, Fig. 1) liegt aber neben dem Humerus nicht die Scapula, sondern das Coracoid. Wesentlich ist jedoch die Feststellung, daß Scapula und Coracoid nicht fest verwachsen waren.

WAGNER (1858: 516) brachte *Pt. „eurychirus“* auch mit *Pt. suevicus* in engere Beziehung, indem er ihn als dessen Subspezies ansah. *Pt. „eurychirus“* kann aber mit *Pt. suevicus* durchaus in einer Art vereinigt werden. Die Vorderextremitäten stimmen in absoluter wie auch in relativer Größe fast völlig überein.

***Pterodactylus longicollum* H. v. MEYER, 1854**

Taf. 11, Fig. 4

? 1836 *Pterodactylus longipes*. – MÜNSTER, N. Jb. Min., S. 580, (Nr. 56)

? 1839 *Pterodactylus longipes*. – MÜNSTER, Beitr. Petrefactenk., I, S. 83, Taf. 7, Fig. 2, (Nr. 56)

* 1854 *Pterodactylus longicollum*. – H. v. MEYER, N. Jb. Min., S. 52, (Nr. 55)

1857 *Pterodactylus (Ornithocephalus) vulturinus* n. sp. – WAGNER, Gelehrte Anz., 21, S. 174, (Nr. 59)

- 1858 *Pterodactylus vulturinus*. – WAGNER, Neue Beitr., S. 439, Taf. 15, Fig. 2, (Nr. 59)
 1858 *Pterodactylus longicollis* Myr. – WAGNER, Neue Beitr., S. 456, (Nr. 55)
 1859 *Pterodactylus longicollum*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 45, Taf. 7, Fig. 1–3, (Nr. 55);
 Taf. 7, Fig. 4, (Nr. 60)
 ? 1859 *Pterodactylus longipes*. – H. v. MEYER, ebenda, S. 48, Taf. 6, Fig. 3, (Nr. 56)
 1861 *Pt. longicollis* Myr. – WAGNER, Übersicht foss. Rept., S. 532, (Nr. 55)
 1871 *Diopcecephalus longicollum* v. MEYER. – SEELEY, Head in Ornithosaurs, S. 35, Fußnote.
 1878 *Pterodactylus suevicus*, Qu. – O. FRAAS, Palaeontographica, 25, S. 163, Taf. 22, (Nr. 58)
 1888 *Pterodactylus longicollum*, Meyer. – LYDEKKER, Cat. foss., Rept., S. 9, (Nr. 58 u. 60)
 1901 *Cynorhamphus Fraasi*. – SEELEY, Dragons, S. 169, Fig. 63–64 (Rekonstruktionen)
 1907 *Pterodactylus longicollum* H. v. MEYER. – PLIENINGER, Pterosaurier Schwabens, S. 278, Taf. 19,
 (Nr. 58)
 1925 *Pterodactylus longicollum* H. v. M. – WIMAN, *Pt. Westmani*, S. 15, Fig. 10, (Nr. 58)

Neotypusfestlegung

Die ursprünglichen Typusstücke, Originale zu v. MEYER (1859: 45, Taf. 7, Fig. 1–4) bestanden aus Schädel, Flugarm, Schultergürtel und Sternum zweier Individuen und entstammten der Herzoglich Leuchtenberg'schen Sammlung in Eichstätt. Mit ihr gingen die Exemplare 1858 in den Besitz des Münchener Paläontologischen Museums über. Heute sind sie nicht mehr auffindbar; sie fielen wahrscheinlich 1944 den Kriegseignissen zum Opfer.

Aus diesem Grunde ist es erforderlich, nach einem Exemplar Ausschau zu halten, welches als Neotypus geeignet erscheint. Hier bietet sich das Original zu PLIENINGER (1907: 278, Taf. 19) an, das sich im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Ludwigsburg) befindet. (Exemplar Nr. 58) Neben den bruchstückhaften und unvollkommenen Resten von Eichstätt und Solnhofen ist es das einzige vollständige Exemplar seiner Art. Es entstammt allerdings den Schieferkalken von Nusplingen und damit einem stratigraphischen Horizont (Malm Zeta 1 nach GEYER & GWINNER 1964: 72), der etwas älter als die Solnhofener Schichten (Malm Zeta 2) anzunehmen wäre.

Stratum typicum: Nusplinger Schieferkalke, Malm Zeta 1

Locus typicus: Nusplingen (Württemberg)

Diagnose: Große *Pterodactylus*-Art mit folgenden Besonderheiten: durchgehende Nasopraeorbitalöffnung, bezahnt von den Kieferspitzen bis fast zur Hälfte der Schädelänge mit etwa 15 kräftigen, vorne gekrümmten Zähnen. Halswirbel stark verlängert; Hals länger als der Schädel. Scapula und Coracoid synostisch verbunden. Sternalplatte eckig begrenzt. Metacarpalia bedeutend länger als der Unterarm. Große Längenabnahme von der ersten zur vierten Flugfingerphalange. Sacrum mit den Ilia fest verwachsen; Ilium, Ischium und Pubis durch Suturen verbunden.

Vorkommen: Nusplinger Schieferkalke, Malm Zeta 1, Nusplingen; Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2, Eichstätt, ? Solnhofen; Mörsheimer Schichten, Malm Zeta 3, Daiting.

Material:

Exemplar-Nr.

- 55: Orig. zu H. v. MEYER 1859: 45, Taf. 7, Fig. 1–3;
 Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: verloren (früher München)
 ? 56: Orig. zu MÜNSTER 1839: 83, Taf. 7, Fig. 2 (*Pt. „longipes“*); Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: Paläont. Museum d. Humboldt-Universität Berlin.
 57: Orig. zu dieser Arbeit: 58, Abb. 11, Taf. 11, Fig. 4; Fundort: Schamhaupten; Aufbewahrung: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt.

- 58: Orig. zu PLIENINGER 1907: 278, Taf. 19; Fundort: Nusplingen; Aufbewahrung: Staatl. Mus. f. Naturkunde Stuttgart (Ludwigsburg).
- 59: Orig. zu WAGNER 1858: 439, Taf. 15, Fig. 2 (*Pt. „vulturinus“*); Fundort: Daiting; Aufbewahrung: verloren (früher München).
- 60: Orig. zu H. v. MEYER 1859: 45, Taf. 7, Fig. 4; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: verloren (früher München).

Maße: siehe Übersichtstabelle

Beschreibung eines weiteren Exemplares von *Pt. longicollum*

Exemplar Nr. 57: Abb. 11, Taf. 11, Fig. 4

Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt

Fundsicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Schamhaupten, SW Riedenburg

Erhaltungszustand: Das Skelett dürfte vollständig zur Einbettung gelangt sein. Die fehlenden Teile, nämlich linke Tibia und Fuß, rechter distaler Tibia-Abschnitt mit Fuß, die linke Vorderextremität sowie die drei letzten Flugfingerphalangen der rechten Seite sind wohl aus Unachtsamkeit bei der Bergung verloren gegangen.

Der Körper liegt mit seiner linken Seite der harten, teilweise verkieselten Platte auf. Mit Ausnahme der aus den Acetabula dislozierten Hinterextremitäten blieb alles im natürlichen Verband.

Der lange Hals ist aufwärts gekrümmt. Der dorsoventral stark komprimierte Schädel wurde von der Unterseite und der Oberseite her freigelegt und befindet sich auf einem 12 mm starken Plattenstück, das herausnehmbar in die Platte eingefügt wurde. So kann nicht mehr festgestellt werden, ob die jetzige Lage des Schädels auch der Fundlage entspricht. Der Unterkiefer liegt in situ. Schnauzenspitze und Hinterhaupt sind weggebrochen.

An der Konkavseite des Halses finden sich Weichteileindrücke, innerhalb derer eine 80 mm lange und 5 mm breite Vertiefung auf einen röhrenartigen Hohlraum, wahrscheinlich Reste der Trachea, hindeuten (Abb. 23 E; S. 115).

Die vorhandenen Plattenstücke sind in einen Holzrahmen eingelassen. Die nicht ausgefüllte Fläche ist mit Gips ergänzt. Das Stück trägt ein Etikett mit der Aufschrift: "Pf. Ruidl geschenkt. *Pterodactylus rhamphastinus* Wagn. Gegend von Schamhaupten b. Kelheim. Dr. J. Schwertschlager."

Schädel: Im rechten Unterkieferast sind 9 Zähne vorhanden. Im Vergleich zum Nusplinger Exemplar fehlen also die vorderen 6 Zähne, die einen Platzbedarf von etwa 35 mm hätten. Hinten endet der Schädelrest am Hinterrand der Orbita. Für die Gesamtlänge des Schädels können ungefähr 200 mm angenommen werden.

Im Bereich der Augenhöhle liegt noch im Zusammenhang ein Scleralring, der aus einzelnen, sich überlappenden Plättchen besteht. Sein Innendurchmesser beträgt 13 mm. Von der Begrenzung der Orbita ist fast nichts erhalten. Der Bereich über den Augenöffnungen ist derart verdrückt, daß das Schädeldach sichtbar wird. Neben dem Praemaxillare, das weit nach hinten reicht, liegt über der rechten Orbita ein Knochenstück, das als Supraorbitale aufgefaßt werden kann. Durch eine schräg verlaufende Naht ist es von einem breiten Lacrymale abgegrenzt. Über der linken Orbita sind Reste des Frontale erhalten; vorne befindet sich ein schmales Knochenstück, das wohl dem Praefrontale angehört und sehr wahrscheinlich mit dem Lacrymale in Kontakt stand.

Davor und darüber liegt das Nasale. Sein ventraler Fortsatz ist nur 3 mm lang und mehr nach vorne als nach unten gerichtet. Eine Praeorbita wird also nicht abgetrennt. Die vordere Begrenzung der 57 mm langen Nasopraeorbitalöffnung ist durch einen kreisrunden Bogen deutlich markiert. Die Orbita dagegen ist kaum halb so lang.

Bemerkenswert ist die Form des Praemaxillare. Es reicht nach hinten bis zwischen die Frontalia und bildet einen niederen Sagittalkamm mit dachgiebelartigem Querschnitt. Die

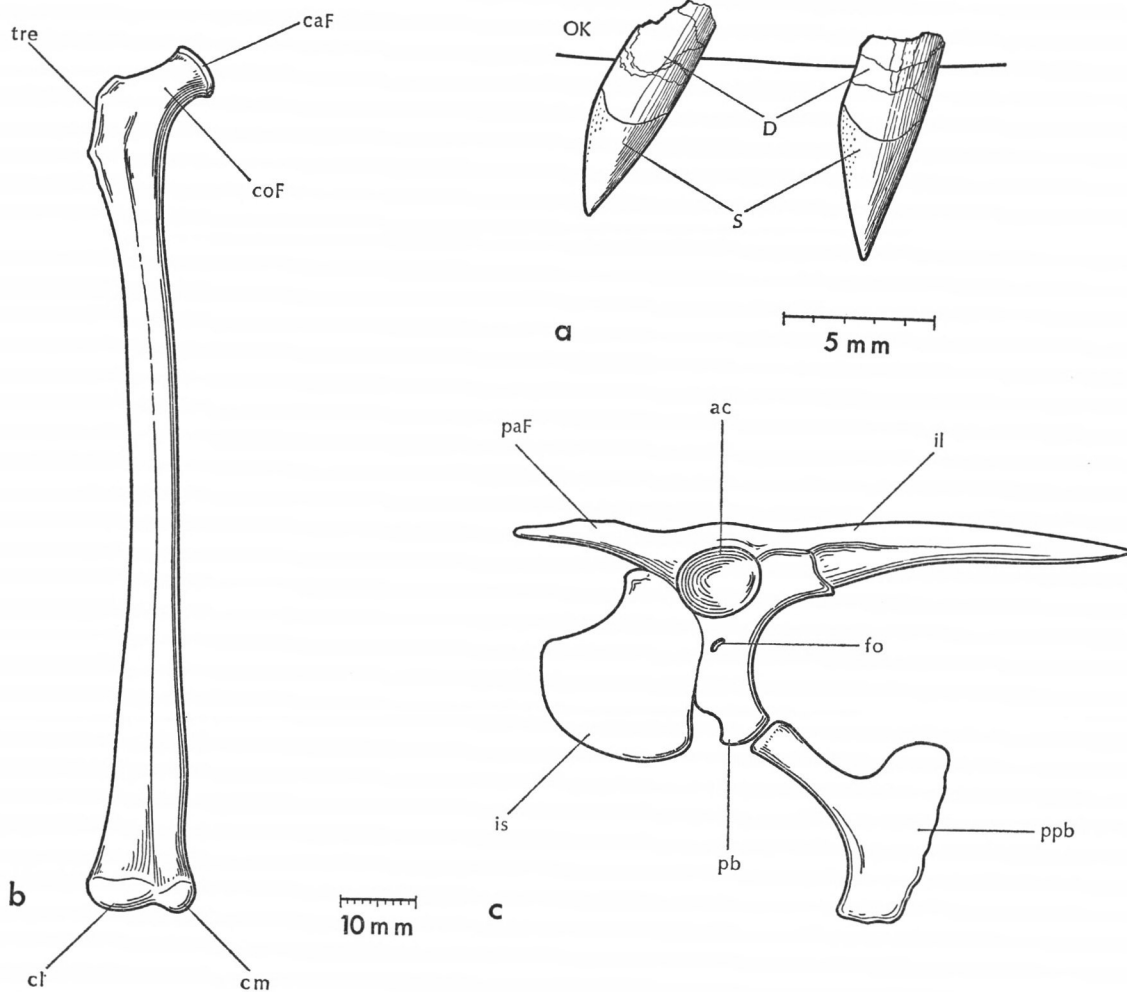


Abb. 11: *Pterodactylus longicollum* H. v. MEYER. – Ob. Malm, Schamhaupten. – Exemplar Nr. 57, Phil.-Theol. Hochschule, Eichstätt. – a: Zwei aufeinanderfolgende Oberkieferzähne mit sichtbarer Grenze zwischen Schmelz und Dentin, vergrößert. – b: Femur, rechts, Ansicht von vorne, natürliche Größe. – c: Becken, rechte Seite, natürliche Größe. (Abkürzungen S. 12)

medianen Kante dieses Kammes ist gerundet. An welcher Stelle die kammartige Aufwölbung des Praemaxillare beginnt, ist nicht zu ermitteln. Sie ist jedenfalls auf der Höhe des Nasale bereits voll ausgebildet.

Die Bezahnung wird nicht ganz die Hälfte der Schädellänge eingenommen haben; sie reicht nicht bis unter die Nasopraeorbitalöffnung. Die Zähne sind kräftig, relativ lang, spitzkegelig mit ovalem Querschnitt. Im sichtbaren Bereich, etwa zwischen 6. und 15. Zahn, beträgt der gegenseitige Abstand zwei Zahnbreiten zu je 2,5 mm. Der 12. Oberkieferzahn ragt etwa 5 mm

über den Alveolarrand hinaus. Die Grenze zwischen Schmelz und Dentin verläuft lateral halbmondförmig, konvex zur Zahnspitze. (Abb. 11 a)

In der Nasopraeorbitalöffnung der linken Schädelseite wurde ein langgestreckter Knochen mit winkelig abstehendem Quer-Ast sichtbar, der vom Munddach stammen dürfte. Es handelt sich vermutlich um ein Pterygoid oder Ectopterygoid.

Wirbelsäule: Vom charakteristisch langen Hals sind Atlas und Epistropheus nicht erhalten. Die schlanken, langgestreckten Wirbel liegen lateral. Die vielfach zerbrochene Knochensubstanz erschwert aber die Beobachtung von Einzelheiten. Zwischen 4. und 5. Cervicalwirbel sind die konvexen Gelenkflächen der Zygapophysen im gegenseitigen Kontakt sichtbar.

Die ersten drei Rumpfwirbel sind vom Gestein bzw. dem Metacarpale IV verdeckt. Die folgenden 8 Wirbel zeigen nur die Ventralseite ihrer Centra. Ihre Länge beträgt 9 mm, ihre Breite in der spindelförmig eingebuchteten Mitte etwa 5 mm, an den verbreiterten Enden etwa 8 mm.

Dem Sacrum gehören 4 oder 5 Wirbel an. Sie sind ebenso wie die zwei letzten Rumpfwirbel der direkten Beobachtung infolge der Überdeckung mit Gestein bzw. den Beckenknochen entzogen. Der Schwanz erreicht eine Länge von 50 mm. Einzelne Caudalwirbel sind aber nicht zu unterscheiden.

Die ersten drei Rippenpaare waren kräftiger und auch etwas kürzer als die übrigen. Die meisten Rippen wurden bei der Einbettung oberhalb der Wirbelsäule zusammengedrängt. Der ventrale Bereich wird in der Hauptsache vom Gastralskelett eingenommen. Noch in situ liegen die langen, relativ kräftigen Knochenspannen der 6 Gastralbögen parallel in Reihe. Ein Bogen besteht jeweils aus einem geknickten Mittelstück und zwei langen Seitenelementen. Dieses Parasternum erstreckt sich vom 8. bis zum 13. Rumpfwirbel.

Schultergürtel und Vorderextremität: Weder von Scapula und Coracoid noch vom Sternum sind irgendwelche Reste festzustellen. Auch Humerus, Radius und Ulna fehlen. Der lange Metacarpus und der Abdruck der ersten Flugfingerphalange sind die einzigen Überreste der Vorderextremitäten.

Die Länge des Metacarpale IV kann nur annähernd mit 150 mm angegeben werden, da sein Proximalende zerstört ist. Es ist, wie üblich, wesentlich kräftiger (4,7 mm Schaftdurchmesser) als die ersten drei Metacarpalia (je 1,4 mm). Von den kleinen, krallentragenden Fingern hat nur der dritte seinen Abdruck hinterlassen. Distal endigt das Metacarpale IV in einer ausgeprägten Gelenkrolle zur Aufnahme der ersten Flugfingerphalange. Es ist daher an dieser Stelle eine beträchtliche Abwinkelung des Flugfingers möglich. Das beweist auch die Lage der ersten Flugfingerphalange, die mit dem Metacarpale einen sehr spitzen Winkel von nur 8° einschließt und trotzdem noch in Gelenkkontakt bleibt. Dagegen bestand aufgrund eines olecranonartigen Fortsatzes am Proximalende der Phalange keine Möglichkeit der Abknickung nach der anderen Seite hin.

Becken und Hinterextremität: Das Becken ist von seiner rechten Seite sichtbar. Der praeacetabulare Fortsatz des linken Iliums zeigt seine Medianseite. Er verläuft in Form einer schmalen, flachen Knochenplatte parallel zur Wirbelsäule und reicht craniad bis zum 10. Rumpfwirbel. Der postacetabulare Fortsatz wird vom rechten Femur verdeckt.

An der Umräumung des lateral gelegenen Acetabulums von 10 mm Durchmesser beteiligen sich neben dem Ilium vorne das Pubis und hinten das Ischium. Das Pubis ist sowohl gegen das Ischium als auch gegen das Ilium durch eine deutliche Naht abgegrenzt. (Abb. 11 c)

Im Pubis befindet sich ventral des Acetabulums ein kleines Foramen (obturatum?). Das Ischium besteht aus einer ventral- und caudalwärts verbreiterten Platte. Das Praepubis liegt in situ, aber isoliert vor dem Pubis, mit dem sicher nur eine lose Knorpelverbindung bestand.

Es ist mit einem kräftigen Stiel versehen und an seiner Medianseite dorsoventral stark verbreitert.

Nur das rechte Femur ist vollständig. (Abb. 11 b) Seine Länge beträgt 112 mm. Das Caput femoris wurde nach hinten aus dem Acetabulum herausgeklappt, so daß das Femur mit seiner Vorderseite freiliegt. Seine proximale Breite, d.h. die Entfernung Gelenkkopf – Trochanter externus, beträgt 19 mm, die mittlere Schaftbreite 6 mm und die distale Breite 15 mm. Der Femurhals schließt mit der Längsachse des Schaftes einen Winkel von 120° ein. Distal ist ein Doppelcondylus zur Gelenkung gegen Tibia und Fibula ausgebildet.

Die Tibia ist nur in einem 50 mm langen, proximalen Teilstück erhalten. Sie ist hier 11 mm breit. Lateral eng anliegend ist das Bruchstück der nur 2 mm starken Fibula zu erkennen.

Maße:

Schädel

Schädellänge, rekonstruiert	etwa 200 mm
Orbitalänge	etwa 26
Nasopraeorbitalöffnung	etwa 57
Unterkieferlänge, rekonstr.	etwa 155

Wirbelsäule

Halslänge (7 Wirbel)	210
3. Cervicalwirbel	43
4. Cervicalwirbel	46
5. Cervicalwirbel	54
6. Cervicalwirbel	49
7. Cervicalwirbel	etwa 30
Rumpflänge (? 13 Wirbel)	etwa 110
Sacrum (? 4–5 Wirbel)	etwa 35
praecaudale RWS (PCRW)	etwa 145
Schwanzlänge	etwa 50

Vorderextremitäten

Metacarpale IV	etwa 150			
Phalangen des 3. Fingers	17,5;	9,0;	7;	9
1. Flugfingerphalange	etwa 170			

Becken und Hinterextremitäten

Iliumlänge	etwa 80
Praepubislänge	26,5
Praepubis, distale Breite	27
Femurlänge	112
Femur, proximale Breite	19
Femur, distale Breite	15
Tibia, proximale Breite	11

Bemerkungen

SEELEY (1871: 35) vertrat die Ansicht, daß *Pterodactylus longicollum* (und zwar das Orig. zu H.v. MEYER 1859, Nr. 55) zusammen mit den Arten *rhamphastinus* und *kochi* aufgrund des z. T. vermeintlichen Fehlens einer Praeorbitallücke in einer neuen Gattung, *Diopecephalus*, zusammengefaßt werden müßte. Es wurde bereits früher (WELLNHOFER 1968: 115) gezeigt, daß die Art *kochi* bei der Gattung *Pterodactylus* belassen werden muß, und daß ferner die Art *rhamphastinus* zur Gattung *Germanodactylus* zu rechnen sei. (vgl. S. 70)

Im übrigen wurde auch darauf hingewiesen, daß die von O. KUHN (1967: 34) auf *Pterodactylus kochi* PLIENINGER, 1901 (non WAGNER, 1837) irrtümlich bezogene Gattung *Diopcecephalus* SEELEY als invalid zu betrachten ist. (WELNHOFER 1968: 114)

Das später entdeckte Nusplinger Exemplar von *Pt. longicollum* (= *Pt. suevicus* O. FRAAS, 1878 non QUENSTEDT, 1855) hat SEELEY (1891: 245) seiner 1870 auf *Pt. suevicus* QU. begründeten Gattung *Cynorhamphus* angegliedert. Er erkannte richtig, daß dieses Stück nicht, wie O. FRAAS (1878) glaubte, mit *Pt. suevicus* QU. von Nusplingen vereinigt werden dürfe und benannte es *Cynorhamphus fraasi*.

Erst PLIENINGER (1907: 278) wies nach, daß dieser Flugsaurier konspezifisch mit der aus Eichstätt beschriebenen Art *longicollum* v. MEYER ist. Außerdem hat er ausführlich dargelegt (: 276), daß die von SEELEY (1870: 111) angeführten Verschiedenheiten, die die Errichtung des Genus *Cynorhamphus* begründen sollten, z.T. nicht hinreichen, um die Art *suevicus* von *Pterodactylus* generisch zu trennen, z.T. überhaupt nicht existieren (z.B. Nares an der Schnauzenspitze). *Cynorhamphus* ist somit alsein jüngeres Synonym von *Pterodactylus* zu betrachten und damit invalid.

Ob beim ehemaligen Typusstück eine Praeorbitalöffnung vorhanden war, ist infolge des Verlustes am Original nicht mehr zu überprüfen. In der Abbildung v. MEYER's (1859:Taf.7, Fig. 1–2) ist jedoch eine durchgehende Nasopraeorbitalöffnung dargestellt.

Bei dem Nusplinger Exemplar hat nach PLIENINGER (1907: 278, Taf. 19) gerade diese Schädelregion sehr durch Druck gelitten, so daß diese Frage nicht entschieden werden kann. Beim Schamhauptener Exemplar (Nr. 57) kann lediglich ein stark reduzierter Nasalefortsatz, der sonst die Trennung zwischen Naris und Praeorbita herstellt, beobachtet werden.

Man darf also wohl das Fehlen einer eigentlichen Praeorbitalöffnung bei *Pt. longicollum* voraussetzen, nicht dagegen bei *Pt. kochi* und *Germanodactylus rhamphastinus*. (vgl. S. 67). Das Fehlen der Praeorbitallücke rechtfertigt aber noch keine generische Trennung von *Pterodactylus*; denn auch bei anderen Arten dieser Gattung zeigt der Nasalefortsatz die Tendenz, sich zurückzubilden. Bei den meisten, mir bekannt gewordenen Schädeln von *Pterodactylus* ist die Naris deshalb nicht vollständig von der Praeorbita abgeschlossen.

Hinzu kommt eine prinzipielle Übereinstimmung im Bau des Beckens, wie es beim Schamhauptener Exemplar rekonstruiert werden konnte (Abb. 11 c). Zwar weicht die Form der einzelnen Beckenknochen, insbesondere des Pubis und Praepubis, etwas von derjenigen bei *Pt. antiquus* oder *Pt. kochi* ab; aber der Aufbau aus Ischium, Ilium und Pubis, die unterscheidbar durch Suturen voneinander abgegrenzt sind, entspricht dem typischen *Pterodactylus*-Becken.

Gegenüber dem Nusplinger Exemplar ergeben sich hier nach der Darstellung PLIENINGER's (1907: 290) Abweichungen, da dort zwischen Pubis und Ischium keine Naht vorhanden sein soll und somit eine einheitliche Ischiopubisplatte vorzuliegen scheint.

PLIENINGER leugnete übrigens das Vorhandensein eines Praepubis und sah dieses als das Pubis an. Als Ischium betrachtete er deshalb die ganze Ischiopubisregion.

Ich möchte vermuten, daß am Nusplinger Exemplar die Grenze zwischen Ischium und Pubis als Folge der ungünstigen Erhaltung nicht zu sehen war. PLIENINGER (: 290) zufolge war gerade die Stelle unterhalb des Acetabulums, an der die Ischiopubisnaht liegt „durch das Aufliegen auf dem linken Femur. . . eingedrückt, weil hier die Knochenmasse sehr dünn war.“

Unterschiede gegenüber dem typischen *Pterodactylus*-Becken ergeben sich jedoch aus der Tatsache, daß das Sacrum nahtlos mit dem Ilium verbunden ist. Diese Region kann beim Schamhauptener Exemplar nicht eingesehen werden.

Zu *Pt. longicollum* kann auch der von Daiting stammende und durch WAGNER (1858: 439, Taf. 15, Fig. 2) als *Pt. „vulturinus“* beschriebene Rest gestellt werden. Es handelte sich um

Unterkiefer und Flugarm, der durch seinen langen Metacarpus ausgezeichnet war. In Größe und Proportion stimmte das Stück (Exemplar Nr. 59) etwa mit dem Schamhauptener Exemplar überein.

H. v. MEYER (1859: 63, Taf. 8, Fig. 2) beschrieb als *Pt. „vulturinus?“* die drei letzten Flugfingerglieder eines großen Pterodactyliden. Die geringen Längendifferenzen zwischen den einzelnen Phalangen stehen jedoch einer Eingliederung in die Art *longicollum* entgegen. Ich halte den Rest nicht für spezifisch bestimmbar.

Das Eichstätt-Exemplar (Nr. 55) war mit 147 mm Schädellänge das kleinste, das Nusplinger Exemplar (Nr. 58) mit 215 mm Schädellänge das größte bekannte Individuum der Art. Seine Spannweite betrug annähernd 1,5 Meter. Obwohl das Schamhauptener Exemplar (Nr. 57) mit 200 mm Schädellänge etwas kleiner war, sind seine Halswirbel und der Metacarpus etwas länger. Es ist schwer zu entscheiden, ob diese Verschiedenheiten in den Bereich der individuellen Variation oder des sexuellen Dimorphismus fallen.

Mit großer Wahrscheinlichkeit stammt der aus Femur und Tibia bestehende *Pt. „longipes“* (Nr. 56) von einem *Pt. longicollum*. Neben der absoluten Größe, die etwa dem Nusplinger Exemplar entspricht, deutet vor allem die übereinstimmende Form des Femur und die schlanke Tibia auf eine Zugehörigkeit zu dieser Art hin. Auch WAGNER (1861: 532) brachte das Stück in engere Beziehung zu *Pt. longicollum*, indem er ihr *Pt. „longipes“* als Subspezies unterordnete. Letztlich muß aber wegen der Unvollständigkeit des Restes eine gesicherte Zuordnung unterbleiben.

1.2. Familia Germanodactylidae YOUNG, 1964

1.2.1. Genus *Germanodactylus* YOUNG, 1964

Typusart: *Pterodactylus cristatus* WIMAN, 1925

(= *Pterodactylus kochi* PLIENINGER, 1901 non WAGNER, 1837)

Diagnose: Sagitalcrista am Schädeldach im Bereich über Naris und Orbita; senkrecht zum Maxillareunterrand aufsteigender Jugalefortsatz; Quadratum relativ steil; Kieferspitzen zahnlos und bezahnt; 13–16 Zähne pro Kieferseite; 5 Praemaxillärzähne, flach-kegelförmig, kräftig, Querschnitt oval bis zugespitzt; Nasopraeorbitalöffnung mehr als doppelt so lang wie die Orbita. Becken- und Schultergürtel synostisch verwachsen. Halslänge $\frac{2}{3}$ der Schädellänge. Metacarpus kürzer als der Unterarm.

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2, Eichstätt, ? Solnhofen; Mörsheimer Schichten, Malm Zeta 3, Daiting.

Bemerkungen: C. C. YOUNG (1964: 251) vermutete, daß es sich bei „*Pterodactylus kochi*“ PLIENINGER 1901 um eine mögliche Vorläuferform des unterkretazischen *Dsungaripterus* von Sinkiang (China) handle. Beide sind durch den Besitz einer Sagitalcrista über Nasal- und Praeorbitalöffnung sowie zahnlose Kieferspitzen ausgezeichnet. YOUNG sah die Notwendigkeit, für die jurassische Art, die bereits WIMAN (1925: 17) vom eigentlichen *Pt. kochi* als *Pt. cristatus* abgetrennt hatte, eine neue Gattung, *Germanodactylus*, zu errichten und diese auch als Familie, Germanodactylidae, den Pterodactylidae gegenüberzustellen. In dieser Familie sind dann Formen mit einer Sagitalcrista am Schädeldach zusammengefaßt, die unbezahnte Kieferenden besitzen können und deren Becken- und Schultergürtel (Scapula und Coracoid) fest verwachsen sind.

Im ganzen ist bei den Germanodactylidae eine beginnende Spezialisierung in Richtung auf die Kreide-Pterodactyloidea festzustellen. Kennzeichnend ist hier nicht nur der Knochenkamm am Schädel und die beginnende Zahnlosigkeit (wie bei *Dsungaripterus*), sondern auch die Verschmelzung von Scapula und Coracoid und des Beckengürtels.

***Germanodactylus cristatus* (WIMAN, 1925)**

Abb. 12; Taf. 10, Fig. 2

- v * 1901 *Pterodactylus kochi* WAGLER. – PLIENINGER, Beitr. Kenntn. Flugs., S. 65, Taf. 4, (Nr. 61)
- v 1925 *Pterodactylus cristatus* n. sp. – WIMAN, *Pt. Westmani*, S. 17, (Nr. 61)
- v 1964 *Germanodactylus kochi* (Wagler). – YOUNG, New Pterosaurian, S. 251, (Nr. 61)
- v 1967 *Diopecephalus kochi* Wagler. – O. KUHN, Pterosauria, S. 34, (Nr. 61)

Holotypus: Taf. 10, Fig. 2;

Original zu PLIENINGER 1901: 65, Taf. 4. Dort eingehend beschrieben und abgebildet. Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie. München, Inv.Nr. 1892 IV 1.

Stratum typicum: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Locus typicus: Eichstätt

Diagnose: Sägezahnartig gezackter Knochenkamm am Schädeldach, vom Vorderrand der Nares bis zum Hinterrand der Orbita reichend. Kiefer spitz endend, vorderer Abschnitt unbezahnt. Im Oberkiefer 5 Praemaxillarzähne und etwa 8 Maxillarzähne; 13 Unterkieferzähne. Zahntypus: kurz, flach-kegelförmig, vorne leicht geneigt und gekrümmt, von ovalem Querschnitt. Quadrato-Maxillarwinkel: 155° .

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2; Eichstätt

Material:

Exemplar-Nr.

61: Orig. zu PLIENINGER 1901: 65, Taf. 4 („*Pt. kochi*“); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. 1892 IV 1.

Maße: siehe Übersichtstabelle

Bemerkungen zum Holotypus

Abweichend von der hier vertretenen Auffassung hielt PLIENINGER (1901: 66) den Nasalefortsatz für ein unpaares, aus der Medianlinie des Schädels herabhängendes Element zur Verstärkung einer „Nasenscheidewand“. Am Holotypus ist die wahre Natur des betreffenden Knochenstäbchens kaum zu ermitteln, da die Schädelpartien an dieser Stelle von der Innenseite freiliegen. Nach meinen bisherigen Beobachtungen an zahlreichen, gut erhaltenen Schädeln steht jedoch diese, die Praeorbita von der Naris trennende Knochenspanne stets in Nahtverbindung mit dem Praemaxillare und dem Praefrontale und muß deshalb als Nasale aufgefaßt werden.

Der Tatsache, daß Scapula und Coracoid fest verwachsen sind, während sie bei den übrigen Skeletten von *Pterodactylus kochi* getrennt gefunden werden, legt PLIENINGER (: 71) kein sehr großes Gewicht bei und macht Alterserscheinungen dafür verantwortlich. Auch die zahnlosen

Kieferspitzen sollen nur bei älteren Tieren auftreten, während der Knochenkamm am Schädeldach von ihm als fragliches Sexualmerkmal angesprochen wird.

Wie schon früher dargelegt (WELLNHOFER 1968: 114) muß nicht nur die spezifische, sondern auch die generische Abtrennung dieses Stückes von *Pterodactylus kochi* gefordert werden. Es gilt ja auch bei den Pterodactyloidea der Kreidezeit das Vorhandensein oder Fehlen eines Knochenkammes u. a. als Gattungskriterium (z. B. bei *Pteranodon* und *Nyctosaurus*).

In der Rekonstruktion des Schädels (Abb. 12) wurden die vier letzten Maxillarzähne entsprechend den Unterkieferzähnen ergänzt. Abweichend von *G. rhamphastinus* ist hier das Praefrontale auf ganzer Länge durch Naht mit der Vorderseite des Lacrymale verwachsen. Das Hinterhaupt ist zwar in seinen Umrissen noch zu verfolgen, Einzelheiten, wie die Abgrenzung von Schläfenöffnungen, Postorbitale, Squamosum, Parietale und Frontale mußten jedoch fraglich bleiben. Dagegen ist der Knochenkamm, der als Bestandteil des Praemaxillare erkannt wird, deutlich umgrenzt. Die vorne dichtgedrängten, umgebogenen Zacken des Oberrandes gehen hinten in eine weitere Zick-zack-Linie über. Der Kamm endet hinten durch einen steilen Abfall des Oberrandes.

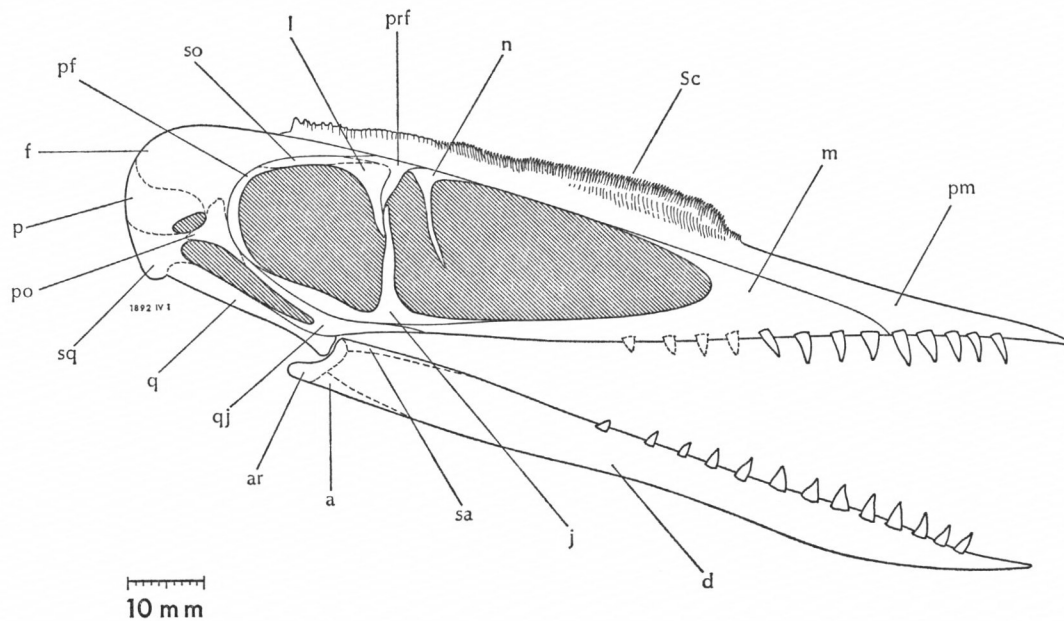


Abb. 12: *Germanodactylus cristatus* (WIMAN). – Holotypus, Exemplar Nr. 61, Ob. Malm, Eichstätt. – Schädel-Rekonstruktion, natürliche Größe. – Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1892 IV 1. (Abkürzungen S. 12)

Vom Becken sind lediglich zwei Sacralwirbel und die beiden Praepubes vorhanden. Auch hier ist die feste Verwachsung der Sacralrippen mit den Sacralwirbeln zu beobachten. Ebenso befindet sich die Form der schaufelartigen Praepubesplatten in Übereinstimmung mit *G. rhamphastinus*. (Abb. 14b)

***Germanodactylus rhamphastinus* (WAGNER, 1851)**

Abb. 13–14; Taf. 11, Fig. 1–2

- ? 1831 *Pterodactylus medius*. – MÜNSTER, Beschr. neuen Art, S. 49, Taf. 6, (Nr. 63)
 ? 1832 *Pterodactylus*. – MÜNSTER, Bemerkungen, S. 412, Taf. 2, (Nr. 62)
 ? 1843 *Pterodactylus dubius*. – H. v. MEYER, N. Jb. Min., S. 584, (Nr. 62)
 ? 1851 *Ornithocephalus dubius*. – WAGNER, Beschreibung neuen Art, S. 20, Taf. 6, Fig. 1, (Nr. 62)
 v * 1851 *Ornithocephalus rhamphastinus*. – WAGNER, Neue Art, S. 4, Taf. 5, (Nr. 64)
 ? 1858 *Pterodactylus propinquus medius*. – WAGNER, Urweltl. Fauna, S. 516, (Nr. 63)
 ? 1859 *Pterodactylus medius*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 39, (Nr. 63)
 v 1859 *Pterodactylus rhamphastinus*. – H. v. MEYER, ebenda, S. 54, (Nr. 64)
 ? 1859 *Pterodactylus dubius*. – H. v. MEYER, ebenda, S. 52, Taf. 6, Fig. 1, (Nr. 62)
 ? 1861 *Pterodactylus rhamphastinus dubius*. – WAGNER, Übersicht foss. Rept., S. 531, (Nr. 62)
 v 1871 *Diopcecephalus rhamphastinus* Wagner. – SEELEY, Additional Evidence, S. 35, (Nr. 64)
 v 1888 *Pterodactylus rhamphastinus* (Wagner). – LYDEKKER, Cat. foss. Rept., S. 8, (Nr. 64)

Holotypus: Taf. 11, Fig. 1–2;

Original zu WAGNER (1851: 4, Taf. 5); Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, Inv. Nr. AS I 745.

Stratum typicum: Mörsheimer Schichten, Malm Zeta 3

Locus typicus: Daiting b. Monheim

Diagnose: Schädel relativ länger als bei *G. cristatus*; niedriger, gesägter Sagitalkamm, vor den Nares beginnend und mindestens bis zwischen die Frontalia reichend. Bezahnt von den Kieferspitzen bis unter die Mitte des Nares. Die vermutlich 5 Praemaxillarzähne nach vorne gerichtet und gekrümmt, die folgenden 11 Maxillarzähne vertikal stehend, von gleichbleibender Größe. Zahnform spitz-kegelig, mit ovalem Querschnitt und seitlich gerundeten Kanten. Quadrato-Maxillar-Winkel: 145°. Im Becken ein verwachsenes Ischiopubis mit Foramen obturatum.

Vorkommen: ? Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2, Solnhofen; Mörsheimer Schichten, Malm Zeta 3, Daiting.

Material:

Exemplar-Nr.:

- ? 62: Orig. zu WAGNER 1851, S. 20, Taf. 6, Fig. 1 („*Pt. dubius*“); Fundort: „Solnhofen“; Aufbewahrung: verloren (früher München)
 ? 63: Orig. zu MÜNSTER 1831: 49, Taf. 6 („*Pt. medius*“); Fundort: Daiting; Aufbewahrung: verloren (früher München)
 64: Orig. zu WAGNER 1851: 4, Taf. 5; Fundort: Daiting; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. AS I 745

Maße: siehe Übersichtstabelle

Ergänzende Beobachtungen am Holotypus

Schädel: Da vor allem die hinteren Schädelpartien durch Verdrückung stark gelitten haben, mußte die Rekonstruktion hier unsicher bleiben (Abb. 13). Ein über der Praeorbita liegendes, disloziertes Postorbitale konnte jedoch im ursprünglichen Umriß eingebaut werden.

Die Frage, ob der Sagitalkamm, der offensichtlich dem Praemaxillare aufsitzt bzw. diesem angehört, über das Hinterende des Schädels hinausragt, muß unbeantwortet bleiben. Der in Höhe des Narisvorderrandes beginnende Knochenkamm ist durch seinen sägezahnartig gezackten Oberrand äußerst charakteristisch und bisher in dieser Form nur noch bei *G. cristatus* festgestellt worden.

Der Knochenkamm bei *G. rhamphastinus* wurde von WAGNER (1851) nicht erwähnt und selbst PLIENINGER (1901: 76), der bei der Beschreibung seines „*Pt. kochi*“ (= *G. cristatus*) sämtliche Stücke der Münchener Sammlung verglichen hat, bemerkte ihn offenbar nicht.

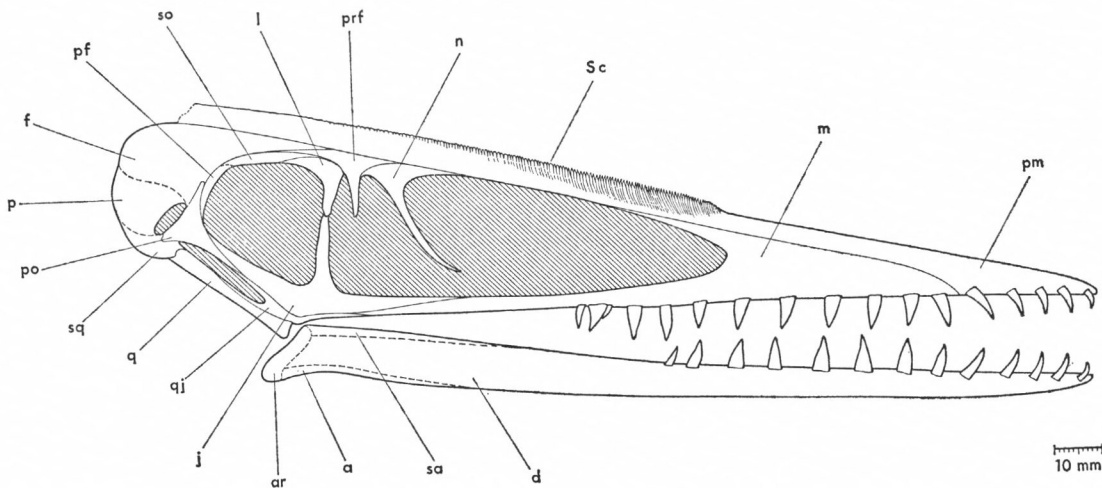


Abb. 13: *Germanodactylus rhamphastinus* (WAGNER). – Holotypus, Exemplar Nr. 64, Ob. Malm, Daiting. – Schädel-Rekonstruktion. – Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. AS I 745. (Abkürzungen S. 12)

Die Deutung der übrigen Schädelknochen ist aus der Rekonstruktion zu ersehen (Abb. 13). In Anlehnung an *G. cristatus* werden 5 Praemaxillarzähne angenommen. Bemerkenswert ist der dünne, lange Nasalefortsatz, der im Gegensatz zu *G. cristatus* (Abb. 12) ziemlich schräg nach vorne gerichtet ist. Ein dahinter herabhängender Fortsatz des Praefrontale kann nicht genau umrissen werden, da er nur im Ansatz zu erkennen ist. Die Abgrenzungen von Praefrontale, Lacrymale, einem eventuell vorhandenen Supraorbitale, Postfrontale und Frontale gegeneinander sind nicht festzulegen und wurden in Anlehnung an die Rekonstruktion bei *G. cristatus* eingezeichnet.

Das relativ steil aufragende Quadratum läßt gegen den Quadratojugale – Jugale – Postorbitale -Komplex nur eine schlitzförmige Infratemporalöffnung frei. Das schlanke Quadratum steht in gewissem Gegensatz zum robusten Unterkiefer, der erst gegen vorne sich verjüngt und zuspitzt. Der Oberkiefer besitzt 16, der Unterkiefer 13 Zähne je Kieferseite.

Wirbelsäule: Die wohl 7 Wirbel umfassende Halswirbelsäule ist durch sehr kräftige, große Cervicalwirbel mit lateral divergierenden Zygapophysen gekennzeichnet. Der größte, der fünfte, Halswirbel ist 32 mm lang und 20 mm breit. Einzelheiten sind infolge der starken Deformation nicht erkennbar.

13 kurze, nahezu quadratische Rumpfwirbel zeigen sich zusammenhängend von ventral. Die ersten tragen sehr starke Rippen, die letzten 3 sind rippenlos und als Lendenwirbel anzusprechen. Darauf folgt das Sacrum, von welchem 4 Wirbel sichtbar sind, aber sicher noch ein fünfter, wahrscheinlich auch ein sechster vom Ischiopubis verdeckt werden. Die kurzen, ge-

drungenen Sacralrippen sind schräg nach hinten gerichtet und waren offensichtlich mit dem Ilium fest verwachsen. Sie wurden lediglich durch Setzungsdruck auseinandergerissen. Mit den entsprechenden Sacralwirbeln sind sie aber noch verbunden. Dazwischen wird eine deutliche Knochennaht sichtbar. (Abb. 14a)

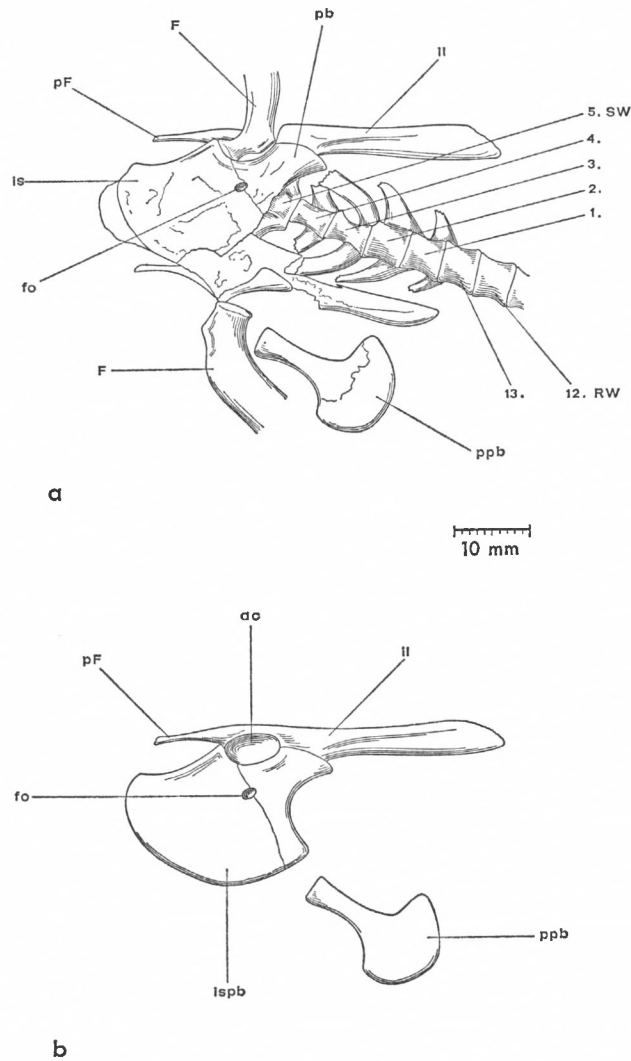


Abb. 14: *Germanodactylus rhombastinus* (WAGNER). – Holotypus, Exemplar Nr. 64, Ob. Malm, Daiting. – a: Beckenregion in Fundlage. – b: Becken, Rekonstruktion, Lateralansicht, natürliche Größe. – (Abkürzungen S. 12)

Schultergürtel und Vorderextremität: Das 40 mm lange Coracoid ist mit der ebenso langen, etwas weniger gekrümmten, flacheren Scapula rechtwinklig verwachsen. Das stimmt mit den Beobachtungen an *G. cristatus* überein, während bei den *Pterodactylus*-Arten Scapula und Coracoid miteinander artikulieren, ohne eine Knochenverbindung einzugehen. Das linke Coracoid liegt lateral auf der dünnen, halbrunden Knochenplatte des Sternums, war aber wohl nur knorpelig mit diesem verbunden. Es mißt an seiner breitesten Stelle 42,5 mm; von der Cristospina ist nur noch der Ansatz sichtbar.

Am 60 mm langen Humerus fällt besonders ein weit ausladender Processus lateralis auf. Im Bereich des linken Carpus sind die Abdrücke zweier großer Carpalknochen wahrzunehmen. Mit einer Länge von 70 mm übertrifft der Metacarpus den Humerus. Am kräftigen Flugfingermetacarpale ist distal eine starke Gelenkrolle ausgebildet. Die Länge der einzelnen Flugfingerglieder ist nicht genau zu ermitteln. Für die Flügelspannweite des Individuums können ungefähr 100 cm angenommen werden.

Becken und Hinterextremität: Die Ansicht des Beckens ist zwar von ventral, jedoch wurde die rechte Ischiopubisplatte über den distalen Teil des Sacrums geklappt (Abb. 14a). Während das Ilium wie bei *Pterodactylus* einen langen, flachen praecetabularen und einen kurzen, schlanken postacetabularen Fortsatz aufweist, sind im Gegensatz zu *Pterodactylus* (Abb. 4 G) Ischium und Pubis verwachsen, wobei die Naht teilweise deutlich sichtbar ist.

Das Ilium nimmt dorsal, das Ischium hinten und das Pubis vorne an der Umrandung des lateral gelegenen Acetabulums teil. Zwischen Ischium und Pubis besteht ein Foramen obturatum. Auch das gestielte Praepubis weicht durch seine plumpere Form von *Pterodactylus* ab. Im ganzen erinnert die Konstruktion des Beckens sehr an die Verhältnisse bei *Nyctosaurus gracilis* MARSH aus der Niobrara-Kreide von Kansas (vgl. WILLISTON 1911).

Beide Femora gelenken noch mehr oder weniger senkrecht absteigend in den Acetabula. Sie sind 67 mm lang, relativ kräftig und leicht gebogen. Lateral an der 92 mm langen, schlanken Tibia liegt eine nadelförmige Fibula eng an und endet spitz auf halber Höhe der Tibia.

Maße des Holotyps

Schädel:

Länge	210
Höhe (über Postorbitale)	37
Orbitallänge	25
Orbitahöhe	25
Praeorbitahöhe	25
Narislänge	70
Unterkieferlänge	178

Wirbelsäule:

Halslänge (7 Wirbel)	130
3. Cervicalwirbel	18
4. Cervicalwirbel	26
5. Cervicalwirbel	32
6. Cervicalwirbel	24
7. Cervicalwirbel	23
Rumpflänge (13 Wirbel)	78
Sacrum (5-? 6 Wirbel)	28
PCRW	106

Schultergürtel und Vorderextremität

Scapulalänge	40			
Coracoidlänge	40			
Humeruslänge	60			
Humerus, proximale Breite	28			
Radiuslänge	etwa 100			
Metacarpale IV	70			
Phalangen des 4. Fingers	etwa 90;	80;	72;	60
Gesamtlänge des Flugfingers	etwa 302			

Becken und Hinterextremität

Iliumlänge	46
Ilium, praeacetabular	30
Ilium, postacetabular	9
Femurlänge	67
Tibiallänge	92
Fibulalänge	etwa 50

Bemerkungen

Nach SEELEY (1871: 35) sollten, wie bereits erwähnt, *Pterodactylus longicollum*, *Pterodactylus kochi* und „*Pterodactylus*“ *rhampastinus* in einer Gattung, *Diopecephalus*, zusammengefaßt werden. Zur Begründung führte er an: „In this genus the middle hole of the skull is entirely wanting.“ Das Fehlen dieser mittleren Öffnung, der Praeorbitallücke, ist allenfalls bei *Pt. longicollum* festzustellen (vgl. S. 62), keineswegs jedoch bei *Pt. kochi* und *G. rhampastinus*, selbst wenn sie hier nicht vollständig von der Naris abgetrennt ist. Auf die Invalidität des Namens *Diopecephalus* wurde bereits bei WELLNHOFER (1968: 115) hingewiesen.

Die Gemeinsamkeiten mit *Germanodactylus cristatus*, der Typusart, sind aber so bezeichnend, daß eine Abtrennung der Art *rhampastinus* von *Pterodactylus* und eine Vereinigung mit *Germanodactylus* berechtigt erscheint.

Eine auffallende Übereinstimmung mit dem Typus von *G. rhampastinus* zeigt der ebenfalls von Daiting stammende „*Pterodactylus medius*“ (Exemplar. Nr. 63), der uns heute nur noch durch die Abbildung bei MÜNSTER (1831: Taf. 6) bekannt ist. Das Exemplar bestand aus einem Schädelfragment, fast der gesamten Wirbelsäule, Sternum, Humeri, Pelvis, Femora und einer Tibia. Soweit aus der Abbildung zu entnehmen ist, reichte die Bezahnung von den Kiefernspitzen bis weit unter die Nares. Sehr charakteristisch ist die Form der Sternalplatte mit gerader oberer Randlinie und gerundetem Unterrand. Das Praepubis in seiner plumpen Form ist demjenigen bei *G. rhampastinus* sehr ähnlich.

Im ganzen handelte es sich wohl um ein jüngeres Individuum von *G. rhampastinus*. Die Schädellänge ist zwar nicht bekannt, aber das Längenverhältnis zwischen den Humeri (60 : 50), den Femora (67 : 54) und den Tibiae (92 : 76) ist auffallend konstant.

WAGNER (1858: 516) wollte „*Pt. medius*“ als Subspezies zu seinem „*Pt. propinquus*“ gewertet sehen. Leider existiert auch das Original zu dieser „Art“ nicht mehr, so daß die Frage nach den gegenseitigen Beziehungen zwischen „*medius*“ und „*propinquus*“ nicht beantwortet werden kann.

Aufgrund der Ausführungen von WAGNER (1858: 37), der nur den Schädelrest zur Abbildung brachte (Taf. 15, Fig. 3), ist „*Pt. propinquus*“ weder spezifisch noch generisch ansprechbar. PLIENINGER erwähnt zwar (1901: 76), daß das Schädelprofil von „*Pt. propinquus*“ große Ähnlichkeit mit seinem „*Pt. kochi*“ (= *G. cristatus*) aufweise, bemerkt aber einschränkend, daß andererseits die Kiefernspitzen bezahnt seien und die Verhältnisse von Vorderarm, Mittellhand und Flugfinger wesentlich abwichen.

Fast von gleicher Größe wie das „*medius*“-Exemplar war ein noch unvollständigerer Rest, den MÜNSTER (1832: 412, Taf. 2) unter dem Namen *Pterodactylus dubius* veröffentlichte. Der genaue Fundort des Stückes war unbekannt. Es bestand aus der praecaudalen Rumpfwirbelsäule mit dem Becken in Dorsalansicht. Neben dem Sternum fanden sich einige Rippen. Aber auch hier fällt die typische Form des Sternums und der plumpen Praepubes auf, worin das Exemplar mit *G. rhampastinus* und „*Pt. medius*“ sehr gut übereinstimmt. Das Sacrum war ebenfalls mit den Ilia synostisch verwachsen.

Ich möchte es daher für sehr wahrscheinlich halten, daß „*Pt. medius*“ und *Pt. dubius*“ mit *Germanodactylus rhamphastinus* konspezifisch sind, sehe aber aufgrund der unvollständigen Reste und in Ermangelung der Originalstücke von einer gesicherten Zuordnung ab.

1.3. Familia Ctenochasmatidae NOPCSA, 1928

Diagnose: Pterodactyloidea mit langgestreckter, vorne gerundeter Schnauze; Reusengebiß mit zahlreichen (maximal 360) langen, spitzen, einwärts gekrümmten, seitlich in den Kieferrändern sitzenden Zähnen. Die Bezahnung umfaßt die halbe Schädellänge.

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2; Eichstätt; Solnhofen

1.3.1. Genus *Ctenochasma* H. v. MEYER, 1852

Typusart: *Ctenochasma roemeri* H. v. MEYER, 1852

Die Gattung wurde durch H. v. MEYER (1852: 82) für ein Unterkieferbruchstück aus dem Purbeck des Deister errichtet, das mit zahlreichen, langen aber kräftigen, pfriemenförmigen Zähnen bestückt war.

Ctenochasma gracile OPPEL, 1862

Abb. 15; Taf. 11, Fig. 3; Taf. 12; Taf. 13, Fig. 1

- v * 1862 *Ctenochasma gracile*. – OPPEL, Fährten, S. 124, Fußnote 2, ohne Abb., (Nr. 68)
- v 1919 *Ctenochasma gracile* OPPEL. – BROILI, *Ct. gracile*, S. 299, Taf. 7, Fig. 1, (Nr. 68)
- v 1924 *Ctenochasma gracile* OPPEL. – BROILI, *Ct. ein Flugsaurier*, S. 13, Fig. 1, (Nr. 67)
- v 1936 *Ctenochasma gracile* OPPEL. – BROILI, Weitere Beobachtungen, S. 137, 1 Taf., (Nr. 65)
- v 1964 *Ctenochasma gracile* OPPEL. – MAYR, Naturwiss. Samml., S. 22, Abb. 3, (Nr. 66)

Holotypus: Taf. 12, Fig. 2;

Belegstück zu OPPEL (1862: 124). Die erste Abbildung dieses Oberkieferfragmentes lieferte erst BROILI (1919: 299), wo es auch ausführlich beschrieben ist. Das in Platte und Gegenplatte vorliegende Exemplar (Nr. 68) stammte aus der Sammlung HÄBERLEIN, die 1857 von König Max II. für die Münchener Paläontologische Sammlung erworben wurde. Hier befindet sich das Stück noch heute. (Inv.Nr. AS VI 30)

Stratum typicum: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Locus typicus: Auf den älteren Etiketten, die sich auf der Rückseite der in einem Rahmen gefaßten Platten befinden, wird als Fundort „Gegend von Solnhofen“ angegeben, was auch von BROILI (1919: 306) übernommen wurde, während OPPEL (1862: 124) nur vom „lithographischen Schiefer“ spricht.

Neben den älteren Etiketten sind auch noch später einige angebracht worden; auf einem findet sich der handschriftliche Vermerk: „Nicht Solnhofen sondern wohl Eichstätt F. Mayr 1934.“

Diagnose (z.T. nach BROILI 1936: 151): Langgestreckte, vorne gerundete Schnauze; Bezahnung besteht aus zahlreichen (200–360), langen, dünnen, dicht stehenden, nach vorne ge-

richteten und einwärts gekrümmten Bürstenzähnen („Reusengebiß“) und umfaßt etwa die vordere Hälfte des Schädels. Vorne sind die Zähne gleich lang; sie werden nach hinten zu allmählich kürzer. Zahnabstand entspricht einer Zahnbreite. Proportionen zwischen Schädel, Hals, PCRW, Humerus und Metacarpus wie bei dem – allerdings kleineren – *Pterodactylus kochi*; abweichend von diesem aber ein längerer Unterarm und Flugfinger. Becken wie bei *Pterodactylus*.

Bisher bekannter Größenbereich: Schädellänge 104–etwa 180 mm.

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2; Eichstätt, Solnhofen

Material:

Exemplar-Nr.

65: Orig. zu BROILI 1936: 137, 1 Taf.; Fundort: Wintershof b. Eichstätt; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. 1935 I 24.

66: Orig. zu MAYR 1964: 22, Abb. 3; Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt.

67: Orig. zu BROILI 1924: 13, Taf. 1; Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv. Nr. 1920 I 57.

68: Orig. zu OPPEL 1862: 124; Fundort: Eichstätt (?); Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. AS VI 30.

Maße:

Exemplar-Nr.	Schädellänge (mm)	Gesamtzahl der Zähne
65	104	192
66	130	234
67	160	284
68	200	360

übrige Maße siehe Übersichtstabelle

Beschreibung eines weiteren Exemplares von *Ctenochasma gracile*

Exemplar-Nr. 66: Abb. 15; Taf. 11, Fig. 3;

Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Solnhofen, Langenaltheimer Haardt

Auf einer 25 mm starken Kalkplatte liegt ein Schädelrest, der im wesentlichen nur aus dem Oberkiefer besteht. Es sind die vorderen 110 mm des Schädels erhalten, wobei auf den ersten 80 mm Praemaxillaria und Maxillaria von dorsal zu sehen sind. Dahinter ist durch das Ausbrechen der Schädeldachknochen der Blick auf die Oberseite des Munddaches, auf die Palatina, freigegeben. Hier beginnt 95 mm vom Kieferende entfernt der spitz zulaufende Interpalatinaldurchbruch, der aber nur in seinem vorderen Teil auf einer Länge von 15 mm zu verfolgen ist. An Querbrüchen der Palatina endet der Schädelrest. Es liegen keine Anzeichen vor, daß bei der Einbettung ins Sediment der Schädel vollständig war.

Die Praemaxillo-Maxillarnähte sind weit nach vorne zu verfolgen. (Abb. 15) Die Anzahl der dem Praemaxillare entspringenden Zähne ist allerdings nicht festzustellen. Die Kieferbreite beträgt am gerundeten Ende 5 mm, verringert sich zunächst auf 4,5 mm, beträgt in Höhe des letzten Zahnes 6 mm und am Ende des vorhandenen Restes 12 mm. An der Mediannäht der

Praemaxillae ist der Schädel durch Druck eingeknickt. Ansätze eines Knochenkammes sind nicht vorhanden.

Der Zahnbesatz erstreckt sich bis 66 mm weit von der Schnauzenspitze nach hinten. Er endet 30 mm vor dem Interpalatinaldurchbruch. Nachdem bekannt ist, daß die Bezahnung bei *Ct. gracile* sich auf die halbe Schädellänge beschränkt, muß der Schädel des vorliegenden Exemplares etwa 130 mm lang gewesen sein.

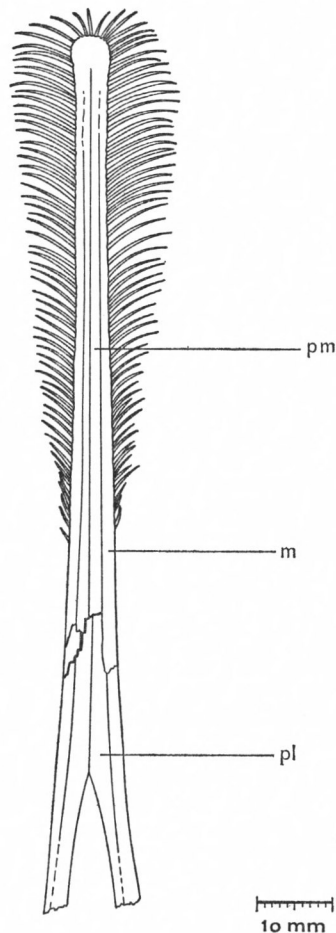


Abb. 15: *Ctenochasma gracile* OPPEL. – Exemplar Nr. 66, Ob. Malm, Solnhofen. – Oberkiefer, Dorsalansicht, natürliche Größe. – Phil. Theol. Hochschule, Eichstätt. (Abkürzungen S. 12)

Man zählt insgesamt 117 Zähne im Oberkiefer. Das vollständige Gebiß bestand demnach aus 234 Einzelzähnen, wenn man annimmt, daß auch im Unterkiefer die gleiche Anzahl vorhanden war.

Am Kieferende ragen die mittleren Zähne nach vorne und divergieren nach beiden Seiten. Alle Zähne sitzen lateral im Kiefer; sie sind unter einem ziemlich konstanten Winkel von 65° nach vorne gerichtet. Erst weiter hinten wird der Winkel zwischen Zahn und Maxillarrand kleiner. Der Abstand zwischen den Einzelzähnen entspricht etwa einer Zahnbreite. Sie nimmt von 0,4 mm vorne auf 0,3 mm hinten ab.

Die nadelförmigen Zähne sind nach hinten konkav gebogen, wobei die stärkste Krümmung im letzten Drittel liegt. Die Zahnspitzen sind häkchenförmig nach unten gekrümmt. Aus die-

sem Grunde sind sie stets vom Sediment bedeckt und müssen erst freipräpariert werden. Die Länge der Zähne ist bis zum 30. Zahn nahezu gleich, nämlich 10 mm, um danach kontinuierlich bis auf 3 mm Länge abzunehmen.

Ersatzzähne, die jeweils hinter ihrem Vorgänger folgen, konnten auf der rechten Kieferseite hinter dem 9., 18., 21., 25., 28., 33., 48., 54. und 55. Zahn, auf der linken Kieferseite hinter dem 10., 13., 16., 19., 22., 27., 37. und 39. Zahn beobachtet werden.

Beziehungen

Ordnet man die vier bisher bekannten Exemplare von *Ct. gracile* nach ihrer Größe, so kann das eben beschriebene Exemplar mit einer errechneten Schädellänge von 130 mm an dritte Stelle gesetzt werden. Kleiner ist nur noch das Exemplar Nr. 65, das einzige fast vollständige Skelett der Art mit einer Schädellänge von 104 mm. BROILI (1936: 153) vermutete, daß es sich hier um ein noch nicht ausgewachsenes Individuum handelt.

Das zweitgrößte Exemplar ist das Orig. zu BROILI (1924), dessen Schädellänge mit 160 mm angenommen werden kann. Die Gesamtzahl der Zähne beläuft sich dabei auf über 280, wobei die Bezahnung des Unterkiefers nur im Bereich der Symphyse, die allerdings sehr lang ist, auftritt.

Das größte Exemplar ist immer noch der OPPEL'sche Holotypus mit einer rekonstruierbaren Schädellänge von 200 mm und etwa 360 Zähnen. Werden die Skelettproportionen von Exemplar Nr. 65 zugrundegelegt, dann ergibt sich eine Flügelspannweite von mindestens 1,20 m.

Die Beobachtungen am Original sprechen gegen die Ansicht von O. KUHN (1967: 36), daß eine Zahnzahl von 320–360, entsprechend den Angaben BROILI's „viel zu hoch gegriffen“ sei.

Ausbildung und Umfang der Bezahnung sind bei allen vier Exemplaren gleich. Es nimmt jedoch die Schädelbreite des Exemplares Nr. 68 in der Norma verticalis rascher zu als das bei den Exemplaren Nr. 66 und 67 festzustellen ist. In Höhe des letzten Zahnes beträgt bei diesen die Schnauzenbreite nur $\frac{1}{3}$ mehr als an der schmalsten Stelle, bei Exemplar Nr. 68 dagegen mehr als das Doppelte. Die Gründe dafür können in der Altersverschiedenheit oder der individuellen Variation, aber auch in einem Sexualdimorphismus liegen.

1.3.2. Genus *Gnathosaurus* H. v. MEYER, 1834

Typusart: *Gnathosaurus subulatus* H. v. MEYER, 1834

Gnathosaurus subulatus H. v. MEYER, 1834

Abb. 16; Taf. 14, Fig. 1–3

- v 1832 *Crocodilus multidens*. – MÜNSTER, N. Jb. Min., S. 416, (Nr. 69)
- v * 1834 *Gnathosaurus subulatus*. – H. v. MEYER, Mus. Senckenb., S. 3, Taf. 1, Fig. 1–2, (Nr. 69)
- v 1855 *Gavialis priscus*. – QUENSTEDT, N. Jb. Min., S. 426, (Nr. 69)
- v 1860 *Gnathosaurus subulatus*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 100, Taf. 21, Fig. 1, 2, (Nr. 69)
- v 1862 *Gnathosaurus subulatus*. – OPPEL, Fährten, S. 124, (Nr. 69)

- v 1904 *Gnathosaurus multident* Münster. sp. – WALTHER, Fauna Solnh., S. 182, (Nr. 69)
 v 1924 *Gnathosaurus subulatus*. – BROILI, *Ctenochasma*, S. 29, (Nr. 69)
 v 1964 *Gnathosaurus* H. v. MEYER. – MAYR, Naturwiss. Samml., S. 22, Abb. 4, (Nr. 70)

Holotypus: Taf. 14, Fig. 3;

Orig. zu H. v. MEYER (1834: 3, Taf. 1, Fig. 1–2). Das Exemplar, ein unvollständiger Unterkiefer, befand sich seinerzeit in der Sammlung des Grafen zu MÜNSTER, der es selbst bereits im Jahre 1832 im Neuen Jahrbuch für Mineralogie erwähnte und „vorläufig“ als *Crocodylus multident* bezeichnete. Die wenigen Angaben MÜNSTER's können aber als Indikation für eine neue Art nicht hinreichen. Der Artname „*multident*“ darf deshalb als nomen nudum betrachtet werden.

Mit der MÜNSTER'schen Sammlung gelangte das Stück zwischen 1843 und 1846 nach München, wo es noch heute in der Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie aufbewahrt wird. (Inv.Nr. AS VII 369)

Stratum typicum: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Locus typicus: Solnhofen

Diagnose: Große Art mit schlankem, langgestrecktem Schädel. Schnauzenende löffelförmig verbreitert und vorne gerundet. Hoher sagitaler Knochenkamm über dem Praemaxillare, über die Orbita reichend. Bis zur halben Schädelänge nach hinten bezahnt. Greif- und Reusengebiß. Zähne kräftig, seitlich im Kiefer sitzend, schräg nach vorne gerichtet, Spitzen einwärts gekrümmt. Das vordere Fünftel der Zahnreihe sehr lang (8 Zähne), Einzelzähne im Zahnabstand, dann rasch kleiner werdend mit zunehmendem Abstand voneinander. Nasopraeorbitalöffnung mehr als doppelt so lang wie die Orbita.

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2; Solnhofen, Eichstätt

Material:

Exemplar-Nr.

69: Orig. zu H. v. MEYER 1834: 3, Taf. 1, Fig. 1–2; Fundort: Solnhofen; Aufbewahrung: Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. AS VII 369

70: Orig. zu MAYR 1964: 22, Abb. 4 und diese Arbeit: 75, Abb. 16, Taf. 14, Fig. 1–2; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt, Inv.Nr. 1951. 84

Maße: (in mm)

Exemplar-Nr.	69	70
Schädellänge (rekonstruiert)	230	280
Unterkieferlänge (rekonstruiert)	200	240
Unterkiefersymphyse	80	—
Gesamtzahl der Zähne	128–136	128

Beschreibung eines weiteren Exemplares von *Gnathosaurus subulatus*

Exemplar Nr. 70: Taf. 14, Fig. 1–2

Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt, Inv.Nr. 1951. 84

Fundschicht: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Eichstätt

Ein Hinweis auf die außerordentliche Seltenheit dieser Art in den Solnhofener Plattenkalken ist darin zu erblicken, daß erst nach etwa 120 Jahren, diesmal in der Eichstätter Gegend, ein zweiter Rest von *Gnathosaurus subulatus* gefunden wurde. Zwar handelt es sich auch hier nicht um ein vollständiges Skelett, sondern lediglich um einen Schädel ohne Unterkiefer. Gegenüber dem ersten Exemplar (Nr. 69), von dem umgekehrt nur der Unterkiefer bekannt war, erweitert sich unsere Kenntnis von dieser Art aber ganz beträchtlich, ja wir kennen hier z. T. mehr Details von Schädelunterseite und Munddach als bei irgendeiner anderen Pterodactyloideen-Art. Durch die Darstellung einer Schädelrekonstruktion in der Norma verticalis und basilaris ließ sich auch eine gesicherte Wiedergabe in der Norma lateralis erzielen. (Abb. 16)

Erhaltungszustand: Der Schädel ist auf zwei aufeinanderfolgenden, je 1 cm starken Kalkplatten überliefert und zwar befindet sich das 44 mm lange Vorderende des Oberkiefers auf der liegenden, der Rest auf der ehemals hangenden Platte. Infolgedessen ist dieser von unten, von der Gaumenseite her sichtbar, während die Schnauzenspitze von oben freiliegt. Daß es sich hier nicht um die Spitze des Unterkiefers handeln kann, geht daraus hervor, daß das Kieferende auf der Schichtoberseite, der übrige Schädel aber auf der Schichtunterseite liegt.

Der Oberschädel kam also, isoliert vom übrigen, uns nicht bekannten Skelett, mit der Gaumenseite nach unten zur Einbettung. Dabei geriet natürlich das Vorderende des Kiefers tiefer in das Sediment und verankerte sich mit seinen hier noch sehr langen Zähnen. Bei Spalten der Platten blieb daher auch dieser Teil der liegenden Platte verhaftet.

Zwischen beiden Platten fehlt ein kurzes Kieferstück. Aus der gleichmäßigen Verjüngung des Schädels nach vorne kann aber in der zeichnerischen Rekonstruktion dieses Zwischenstück in ziemlich genauer Länge ergänzt werden. Da es etwa 10 mm lang gewesen sein muß, ergibt sich für den Schädel eine Gesamtlänge von 280 mm.

Durch vorsichtige Präparation wurde versucht, auch die noch völlig im Sediment eingeschlossene Oberseite des Schädels freizulegen. Dabei stellte sich heraus, daß über dem Praemaxillare ein hoher, dünner Knochenkamm ausgebildet ist, der sich niedriger werdend bis über die Orbita erstreckt.

Um das Stück nicht zu gefährden, wurde im Bereich des Sagitalkammes nur die rechte Seite freigelegt (vgl. Taf. 14, Fig. 2).

Bezahnung: Sie nimmt etwas mehr als die halbe Schädellänge ein. Wie bei *Ctenochasma* sind auch hier die mittleren, endständigen Zähne an der Schnauzenspitze nach vorne gerichtet; hier ist eine löffelartige Verbreiterung zu bemerken, die für die Verankerung der langen Zähne in entsprechend langen Alveolen auch erforderlich war.

In Übereinstimmung mit dem Holotyp sind die vorderen 8 Zähne länger als die danach folgenden. Der 5. Zahn ist mit über 20 mm der längste. Die folgenden werden gleichmäßig bis zuletzt auf 3 mm immer kürzer. Am Ende der Zahnreihe ist auch der Zahnabstand mit fast 4 mm am größten, während die langen Vorderzähne noch sehr dicht, oft mit weniger als einer Zahnbreite (= 2 mm) aufeinander folgen.

Je Kieferhälfte sind 32 Zähne vorhanden. Die komplette Bezahnung bestand demnach, unter gleichen Voraussetzungen im Unterkiefer, aus 128 Zähnen. Sie sitzen alle lateral in den Kieferrändern, vorne in langen Alveolen, die sich median fast berühren. Sie sind schräg nach vorne gerichtet; der Winkel, den die Vorderzähne mit der Medianlinie des Schädels einschließen, beträgt 60°; weiter hinten wird die Stellung der Zähne mit zunehmendem Kleinerwerden steiler bis zu einem Winkel von 35°.

Gelegentlich, aber nicht so häufig wie bei *Ctenochasma gracile*, sind Keime von Ersatzzähnen dicht hinter den Hauptzähnen zu beobachten.

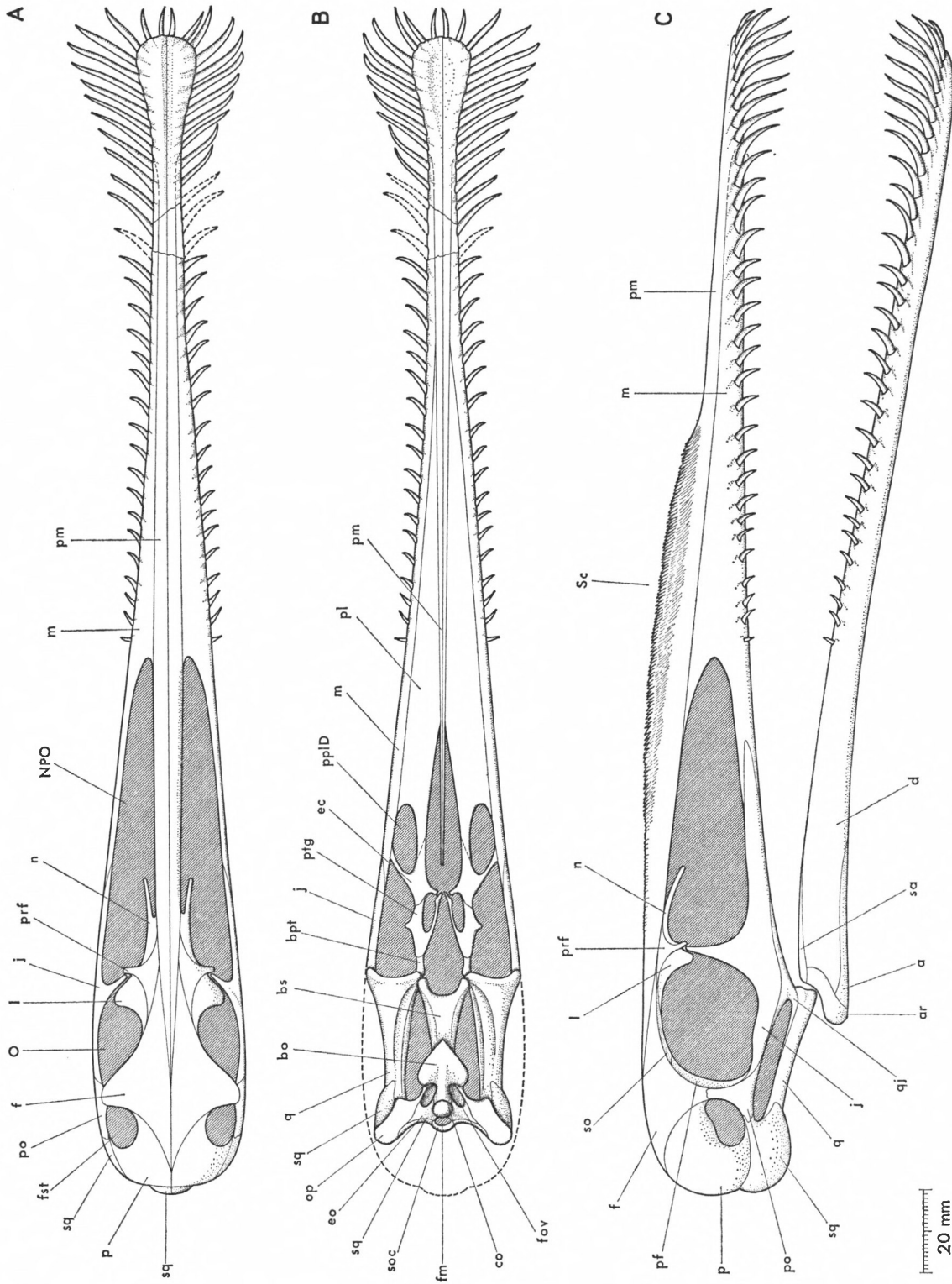


Abb. 16: *Gnatbosaurus subulatus* H. v. MEYER. – Schädel, Rekonstruktion nach Exemplar Nr. 70, Ob. Malm, Eichstätt. – A: Norma verticalis (vgl. Taf. 14, Fig. 2); B: Norma basilaris (vgl. Taf. 14, Fig. 1); C: Norma lateralis. (Der Unterkiefer ist am Original nicht erhalten; er wurde entsprechend dem Oberkiefer ergänzt). – Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt, Inv. Nr. 1951. 84. (Abkürzungen S. 12)

Die Form der vorderen Zähne ist schlank-zylindrisch und verjüngt sich erst gegen die Spitze zu, die in einer stärkeren Krümmung nach unten (im Unterkiefer nach oben) gebogen ist. Nur die distale Hälfte des Zahnes ist mit Schmelz bedeckt. Die Grenze zwischen Schmelz und Dentin springt oben und wahrscheinlich auch unten lobenartig nach außen vor, während sie an der Vorder- und Hinterseite des Zahnes zum Kieferrand hin spitz ausgezogen erscheint. Die Zahnoberfläche ist glatt bis schwach gerieft; ihr Querschnitt rundlich-oval, antero-posterior leicht komprimiert. Die Pulpahöhle ist sehr eng und reicht bis in die Zahnspitzen.

Schädeloberseite (Abb. 16A): Die Gehirnregion, die im wesentlichen vom Frontale und Parietale bedeckt wird, ist infolge der Verdrückung, die in dorso-ventraler Richtung auf den Schädel einwirkte, deformiert. Die mit 34 mm breiteste Stelle der Frontalia befindet sich hinter den Augenhöhlen. Hier liegt beiderseits die Verbindung mit dem dreistrahligen, noch in situ liegenden, aufrechten Postorbitale, von dem die Orbita hinten, die fenestrae supratemporales vorne begrenzt werden. Die Frontalia enden hinten spitz zulaufend zwischen den Parietalia. Nach vorne reichen sie wahrscheinlich bis über das Lacrymale.

Die Teile hinter den Frontalia sind vergleichsweise stärker zusammengedrückt. Hier treten die in die Parietalia eingesenkten oberen Schläfenöffnungen deutlich hervor. Ganz hinten, aus der Rundung der Parietalia etwas hervortretend, werden noch die Squamosa sichtbar.

An der vorderen Begrenzung der Orbita nimmt neben dem Lacrymale auch das Jugale mit einem dreieckigen, kräftigen Fortsatz teil. Dieser ist etwas schräg nach oben gerichtet und ragt wohl zwischen Lacrymale und ein kleines, herabhängendes Praefrontale hinein. Der Unterrand der Orbita besteht aus dem hinteren Jugale-Ast, der schließlich das Postorbitale berührt.

Zwischen die Frontalia, diese gleichsam auseinanderdrängend, ragen die Praemaxillaria bis über die Orbita-Mitte hinein. Ihnen entspringt ein sagitaler Knochenkamm, der bereits am Vorderende der Naris in seiner Maximalhöhe von etwa 6 mm in Erscheinung tritt. Der davor liegende Bereich wurde nicht freigelegt, um das Stück nicht zu gefährden; es ist aber anzunehmen, daß die Sagitalcrista bereits weit vor der Naris beginnt. Über der Naris wird sie dann gleichmäßig niedriger und endet etwa in Höhe des Lacrymale. Lateral zeigt der Kamm eine feine Riefung; die Oberkante ist gewellt.

Eine Praeorbitalöffnung wird nicht abgeteilt. Der Nasalefortsatz hat hier keine abtrennende Funktion; er ist in Form eines schlanken, 10 mm langen Knochenstäbchens mehr nach vorne als nach unten gerichtet. Die so entstandene Nasopraeorbitalöffnung besitzt mehr als die doppelte Länge der Orbita. Die Oberkieferbezahnung reicht ziemlich genau bis zu ihrem gerundeten Vorderende.

Die Oberseite der Schnauzenspitze ist median gefurcht, was z. T. auch auf postmortale Deformation zurückgeführt werden kann. Die Praemaxillo-Maxillar-Naht kann am Oberkiefer nicht verfolgt werden.

Schädelunterseite (Abb. 16 B): Durch Kombination der Ansichten des Schädels von dorsal und ventral wird die Überlappung des Hinterhauptes durch den Hirnschädel deutlich. So erscheint die Position des Condylus occipitalis nicht ganz so marginal, sondern auf der Unterseite, etwa 20 mm vor der hinteren Randbegrenzung des Schädels.

Der Condylus selbst tritt als halbkugelförmiger Knopf von 4 mm Durchmesser hervor und ist postero-ventral gerichtet. Lateral stellen kurze Exoccipitalia die Verbindung mit dem Opisthoticum her, das breite, flügelartige Fortsätze nach postero-lateral entsendet. Die Exoccipitalia nehmen auch an der seitlichen Umrahmung des Foramen magnum teil, das oberhalb des Condylus liegt und dessen sichtbare obere Begrenzung durch das Supraoccipitale hergestellt wird.

Vorne neben dem Condylus liegen beiderseits, schräg zur Schädelachse angeordnet, ovale 7 mm lange, vertiefte Gruben, die fenestrae ovales. Zwischen diesen verläuft der stielartige Teil des Basioccipitale, das hinten den Höcker des Condylus trägt und sich vorne, vor den ovalen Fenestern, zu einer 12 mm breiten, herzblattförmigen, vorne spitz zulaufenden Knochenplatte verbreitert.

An der Umrahmung der Fenestra ovalis nehmen somit Basioccipitale, Exoccipitale und Opisthoticum teil.

Dorsal über der Basioccipitalplatte kommt ein 5 mm breiter Knochen zum Vorschein dessen Ursprung verdeckt ist. Vorne verbreitert er sich, in zwei kurze Äste sich gabeln, auf über 12 mm und steht mit den medianen Vorsprüngen des Quadratum in Verbindung. Ich halte dieses Element für das Basisphenoid. Zwischen diesem, dem Basioccipitale und dem Opisthoticum einerseits und dem lateralen, sehr kräftigen Quadratum andererseits bleibt zu beiden Seiten ein Durchbruch, der der inneren Öffnung der Fenestra infratemporalis entspricht.

Die Quadratknochen werden hinten an ihrer schmalsten Stelle noch vom Squamosum umfaßt und konvergieren, sich verbreiternd nach vorne. Hier, an der Gelenkung gegen den Unterkiefer besitzt der Schädel mit 37 mm seine breiteste Stelle. Die Gelenkfläche gegen das Articulare ist konkav.

Am medianen Vorsprung des Quadratum-Gelenkes treffen Basisphenoid, Quadratum und Basispterygoid zusammen. Dieses liegt in der verlängerten Fortsetzung der beiden divergierenden Basisphenoidfortsätze. Es sind etwa 5 mm kurze Knochenstäbchen, die vorne von den Pterygoidea überlappt werden.

Auffallend lang sind die medianen Fortsätze der Pterygoidea, die in Form von vorne verbreiterten, zarten Knochenleisten nach vorne und der Mitte zu konvergieren, sich dabei aber nicht berühren. Seitlich ist am Pterygoid noch ein stumpfer, kleiner Processus lateralis zu beobachten.

Nach vorne schließt sich ein großes Ectopterygoid an, das mit einem langen, schräg nach vorn und außen gerichteten Fortsatz die Fenestra infraorbitalis von einem postpalatinalen Durchbruch trennt. Auch nach median entspringen am Ectopterygoid beiderseits kurze Fortsätze, die zum Schädelinneren aufsteigen und gegen die medianen Fortsätze der Pterygoidea tendieren.

Die vordere Begrenzung des postpalatinalen Durchbruchs ist gegeben durch das Palatinum, das weit nach vorne zu verfolgen ist, wo es zwischen dem 12. und dem 15. Zahn spitz endigt. Lateral wird es vom Maxillare begleitet.

Median schieben sich zwischen die Palatina die Praemaxillaria ein und laufen hinten in einer dünnen Knochenspitze aus, die noch etwa 30 mm weit in die mittlere Gaumenöffnung hineinragt.

Die Praemaxillarnähte sind sehr weit nach vorne zu verfolgen und es ist anzunehmen, daß nur die vorderen 9 Zähne dem Praemaxillare entspringen, alle übrigen dem Maxillare.

Beziehungen

Vergleiche mit *Ctenochasma* können sich nur auf den Schädel beschränken. Der auffälligste Unterschied liegt im Besitz einer Sagitalcrista bei *Gnathosaurus* und der sehr großen Nasopraeorbitalöffnung. Die Bezahnung umfaßt sowohl bei *Ctenochasma* als auch bei *Gnathosaurus* die vordere Schädelhälfte. Das insgesamt zartere *Ctenochasma*-Gebiß besteht aber aus wesentlich mehr Einzelzähnen bei bedeutend geringerer Körpergröße. Hinzu kommt, daß die Größenabnahme der Zähne erst ab der Hälfte der bezahnten Strecke einsetzt und der Zahnabstand ziemlich konstant, eine Zahnbreite, bleibt.

Gnathosaurus besitzt trotz seiner Größe weit weniger Zähne, die kräftiger sind und sich schon nach einem Fünftel der bezahnten Strecke verkleinern. Auch wird der Zahnabstand nach hinten zu größer.

Die ähnliche Ausbildung der Bezahnung in Form eines Reusen-Seih-Apparates mit Greif-funktion, bestehend aus zahlreichen, seitlich in den Kiefernrandern sitzenden, spitzen, borsten-bis pfriemenförmigen Zähnen, heben aber die beiden Gattungen *Gnathosaurus* und *Ctenochasma* aus den Formen der übrigen Pterodactyloidea heraus und lassen eine nähere Beziehung zu-einander vermuten. Es erscheint mir deshalb sinnvoll, sie in einer Familie, Ctenochasmatidae, den Pterodactylidae und Germanodactylidae gegenüberzustellen.

Im Aufbau des Munddaches bestehen mit den Pterodactylidae insoweit Ähnlichkeiten, als auch bei diesen eine mediane Interpalatal – Interpterygoidöffnung ausgebildet ist (vgl. Abb. 8 e), in die auch die Choanen einbezogen sind. Außerdem sind lateral ebenfalls die zwei Durchbrüche hinter den Palatina und den Ectopterygoidea vorhanden. Auch die medianen Fortsätze der Pterygoidea sind in beiden Gruppen zu beobachten. Sie sind freilich bei *Gnathosaurus* sehr weit nach vorne hin ausgezogen. Ähnlich ist das bei der oberkretazischen Gattung *Nyctosaurus* der Fall. (vgl. WILLISTON 1902, Taf. 2, Fig. 1)

Die in die mediane Öffnung hineinragende Spitze der Praemaxillaria ist bei *Nyctosaurus* allerdings nur kurz, bei *Pterodactylus* offenbar überhaupt nicht ausgebildet.

Im Vergleich mit dem Typusstück von *Gnathosaurus subulatus* kann auch dort die charakteristische Bezahnung, hier am Unterkiefer, festgestellt werden. Etwa die ersten 8 Zähne sind lang und dicht stehend, werden dann kleiner und folgen mit weiterem Abstand aufeinander. Darüberhinaus wird an diesem Stück deutlich, daß die Bezahnung nach hinten über die Symphyse hinausreicht, d.h. daß diese im Gegensatz zu *Ctenochasma* relativ kurz war; nach dem vermutlich letzten Zahn ist der Unterkiefer abgebrochen.

Rekonstruiert man die Schädellänge unter der Annahme, daß die Bezahnung sich auf deren Hälfte beschränkte und im Unterkiefer ebenso weit zurückreichte wie im Oberkiefer, kommt man zu einem Wert von etwa 230 mm. Dabei ist die Zahnzahl mit 128–136 genauso groß wie bei den um rund 50 mm längeren Schädel des neuen Eichstätter Exemplares.

1.4. Pterodactyloidea incertae sedis

Die in der älteren Literatur (WAGNER 1851; 1852; H.v. MEYER 1859) begründete große Artenzahl beruht neben einer gesonderten Benennung von Jugendformen in erster Linie auf der Errichtung neuer Arten für isoliert gefundene Skelett-Teile, die in Größe oder in den Proportionen von den vollständiger bekannten Formen abwichen. So wurde z.B. die „Art“ *Pterodactylus secundarius* H.v. MEYER lediglich auf eine einzelne Tibia bezogen.

Ohne Kenntnis des Schädels oder des Schulter- und Beckengürtels mit den Extremitäten kann selbst die Gattungszugehörigkeit nicht zu ermitteln sein. In einem weiteren Sinne verstanden, soll für die folgenden Arten die Gattung *Pterodactylus* beibehalten werden, solange nicht durch vermehrte Kenntnis das Gegenteil zu beweisen ist.

Darüberhinaus wird versucht werden, die auf Fragmente begründeten „Arten“ an besser bekannte nach Möglichkeit – und sei es mit den Zeichen der offenen Nomenklatur – anzuschließen. Dieses Unterfangen wird hingegen dadurch erschwert, daß in vielen Fällen die Originale heute verloren sind bzw. nicht erreichbar waren. Es muß deshalb in den meisten Fällen auf Abbildungen, Beschreibungen und Maßangaben in der Literatur zurückgegriffen werden.

1.4.1. „*Pterodactylus*„ *grandis* CUVIER, 1824

- 1820 *Ornithocephalus*. – SOEEMMERRING, Fledermausgattung, S. 105, 1 Taf., (Nr. 75)
 * 1824 *Pterodactylus grandis*. – CUVIER, Oss. foss. 2. éd., V, 2, S. 382; 3. éd., V, 2, S. 380, Taf. 23, Fig. 8, (Nr. 75)
 ? 1843 *Pterodactylus secundarius*. – H. v. MEYER, N. Jb. Min., S. 584, (Nr. 72)
 ? 1851 *Ornithocephalus secundarius*. – A. WAGNER, Besch. neuen Art, S. 50, Taf. 6, Fig. 6, (Nr. 72)
 1852 *Ornithocephalus grandis* CUV. – A. WAGNER, Neu aufgef. Saurier, S. 23, Taf. 19, Fig. 1, (Nr. 77)
 1859 *Pterodactylus grandis*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 6, Taf. 7, Fig. 7, (Nr. 75)
 ? 1868 *Pterodactylus secundarius*. – FRISCHMANN, Neue Entdeckungen, S. 31, (Nr. 71)
 ? 1888 *Rhamphorhynchus grandis* (Cuvier). – LYDEKKER, Cat. foss. Rept., S. 32, (Nr. 73 u. 74)

Holotypus: Orig. zu SOEEMMERRING (1820: 105, 1 Taf.); Unterarm, 2. und 3. Flugfingerphalange, Femur, Tibia. Das Original befand sich in der ehemals großherzoglichen Sammlung, den späteren Landessammlungen für Naturkunde, in Karlsruhe und wurde während des Zweiten Weltkrieges vernichtet.¹

Da auch das Original zu WAGNER (1852), (Nr. 77), heute nicht mehr existiert und die beiden Londoner Exemplare (Nr. 73 u. 74) sowie das Eichstätt Stück (Nr. 76) nur mit Vorbehalt zu dieser Art gerechnet werden können, muß die Aufstellung eines Neotypus vorerst unterbleiben.

Stratum typicum: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Locus typicus: Gegend von Eichstätt (nach SOEEMMERRING 1820: 107)

Diagnose: Sehr große Art; nur in Extremitätenresten bekannt. Allometrisches Wachstum des Metacarpus positiv, stets kleiner oder gleich dem Radius.

Vorkommen: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2, Eichstätt, „Solnhofen“; Mörsheimer Schichten, Malm Zeta 3, Daiting.

Material:

Exemplar-Nr.

- ? 71: Beleg zu FRISCHMANN 1868: 31; („*Pt. secundarius*“); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Staatl. Mus. f. Mineralogie und Geologie Dresden.
 ? 72: Orig. zu WAGNER 1851: 50; Taf. 6, Fig. 6 („*Ornithocephalus secundarius*“); Fundort: „Solnhofen“; Aufbewahrung: verloren (früher München)
 ? 73: Beleg zu LYDEKKER 1888: 33, („*Rhamphorhynchus grandis*“); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Brit. Mus. London, Inv.Nr. 37 002.
 ? 74: Beleg zu LYDEKKER 1888: 33, („*Rhamphorhynchus grandis*“); Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Brit. Mus. London, Inv.Nr. 42 737.
 75: Orig. zu SOEEMMERRING 1820: 105, 1 Taf.; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: verloren (früher Karlsruhe)
 ? 76: Beleg zu dieser Arbeit: 82; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: Phil.-Theol. Hochschule Eichstätt.
 77: Orig. zu WAGNER 1852: 23, Taf. 19, Fig. 1; Fundort: Daiting; Aufbewahrung: verloren (früher München)

Maße: siehe Übersichtstabelle

Bemerkungen:

Das Original zu WAGNER (1852) bestand aus Humerus, Unterarm und Metacarpus. Der Radius übertrifft mit einer Länge von 185 mm den des Typusexemplares (Nr. 75) um 11 mm.

¹ lt. briefl. Mitt. von Herrn Hauptkonservator Dr. E. JÖRG vom 28. 10. 1968.

Mit einer geschätzten Flügelspannweite von 2,5 Meter war das betreffende Individuum der größte bisher bekannte Jura-Pterosaurier. Die Platte stammte aus Daiting und somit aus den Mörsheimer Schichten (Malm Zeta 3).

Mit Vorbehalt möchte ich hier auch ein Exemplar (Nr. 76) der Phil.-Theol. Hochschule in Eichstätt zu „*Pt.*“ *grandis* zählen. Es handelt sich um drei isolierte Flugfingerphalangen und zwei große Carpalknochen. Die 1. Phalange ist etwa 200 mm lang; die zweite stimmt mit einer Länge von 195 mm mit dem Typusstück (Nr. 75) überein, die dritte mißt 185 mm. Für eine Zuordnung zu „*Pt.*“ *grandis* spricht einerseits die absolute Größe der Phalangen des Flugfingers, andererseits der geringe Längenunterschied zwischen den einzelnen Fingergliedern. Bei anderen großwüchsigen Arten, wie *Pt. longicollum* besteht zwischen 1. und 2. und zwischen 2. und 3. Flugfingerphalange eine erhebliche Längenabnahme.

Auch die beiden von LYDEKKER (1888: 33) als *Rhamphorhynchus grandis* bezeichneten Stücke (Nr. 73 und 74) können nicht mit Sicherheit hierher gestellt werden. Während bei Exemplar Nr. 73 lediglich die Phalangen II-IV des Flugfingers in Längenmaßen erfaßt sind (165, 140, 136 mm), handelt es sich bei dem anderen Exemplar (Nr. 74) nur um einen Unterschenkel mit Fuß (Tibia = 141 mm). Diese wenigen Anhaltspunkte reichen nicht aus, um eine gesicherte Übereinstimmung mit dem Typus von „*Pt.*“ *grandis* herzuleiten.

Da bisher von „*Pt.*“ *grandis* also weder Schädel, noch Schulter- oder Beckengürtel bekannt geworden sind, ist diese Art sehr ungenügend charakterisiert. Andererseits läßt sie sich auch keiner der besser bekannten Formen anschließen.

LYDEKKER (1888: 33) unterlag wohl einem Irrtum, wenn er das Metacarpale des Originals zu WAGNER (1852) für relativ kurz hält und infolgedessen die Art den Rhamphorhynchiden zuweist. Das Verhältnis des Metacarpale zum Radius beträgt hier annähernd 0,9, wie es bei *Rhamphorhynchus* niemals erreicht wird.

Fraglich ist auch die systematische Stellung des „*Pt. secundarius*“ H.v.M. Es sind zwei Tibiae von 134,5 und 132 mm Länge sowie ein Fuß bekannt. FRISCHMANN (1868: 31) vermutete wohl zurecht, daß der von ihm beschriebene Unterschenkel von Eichstätt (Exemplar Nr. 71) zum gleichen Individuum gehörte, wie das Original zu WAGNER (1851), Exemplar Nr. 72, wengleich für dieses als Fundpunkt Solnhofen angegeben wird. Beide Tibiae sind nahezu vollkommen deckungsgleich.

Es ist kaum vertretbar, nur auf Unterschenkel und Fuß eine neue Art zu errichten. Das wollte schon WAGNER (1858: 516) verhindern, als er *Pt. secundarius* zur Unterart von *Pt. longicollum* erklärte. Im Vergleich zu dieser Art ist aber die Tibia zu robust, nicht so schlank. Wahrscheinlicher ist hingegen, daß es sich um einen kleineren „*Pt.*“ *grandis* handelt. Außer bei *Pt. longicollum* erreicht sonst bei keiner anderen Pterodactyloiden-Art die Tibia derartige Dimensionen. Außerdem herrscht Übereinstimmung im relativ kräftigen Knochenbau. Am nächsten kommt größtmäßig das Exemplar Nr. 74 des British Museum mit einer Tibia-Länge von 141 mm.

Der als „*Ornithocephalus secundarius*“ von WAGNER (1852: 30, Taf. 19, Fig. 2) beschriebene Pterodactyloiden-Humerus von Kelheim muß als nicht bestimmbar angesehen werden.

1.4.2. „*Pterodactylus*“ *grandipelvis* H.v. MEYER, 1859

- * 1859 *Pterodactylus grandipelvis*. – H. v. MEYER, Rept. lithogr. Schiefer, S. 53, Taf. 6, Fig. 2; Taf. 8, Fig. 1
 1861 *Pterodactylus? eurychirus*. – WAGNER, Foss. Rept. lithogr. Schiefer, S. 523.

Material:

Es handelt sich um zwei isolierte Pterodactyloideen-Becken:

Orig. zu H. v. MEYER 1859: 53, Taf. 6, Fig. 2; Fundort: „Bayern“ (?Daiting); Aufbewahrung: TEYLER-Museum, Haarlem, Inv.Nr. 6926/6927. Orig. zu H. v. MEYER 1859: 53, Taf. 8, Fig. 1; Fundort: Eichstätt; Aufbewahrung: unbekannt

Maße: (mm)

	Orig. H. v. M. Taf. 6, Fig. 2	Orig. H. v. M. Taf. 8, Fig. 1
Ilium, Länge	80	71
Ilium, praecetabular	56	45
Ilium, postacetabular	15	19
Maximale Breite des Beckens	53	45
Praepubis, Länge	46	—

Beziehungen

Beide Becken sind von dorsal freigelegt und lassen erkennen, daß das Sacrum jeweils aus 5 verschmolzenen Sacralwirbeln besteht. Diese sind ihrerseits durch Sacralrippen, die zwischen sich 4 Paar Foramina freilassen, fest mit den Ilia verbunden.

Das Eichstätter Exemplar war noch mit Resten der Rumpfwirbelsäule, des Schwanzes und eines etwa 80 mm langen Humerus vergesellschaftet. Es war im ganzen etwas kleiner und schlanker als das Haarlemer Exemplar, bei dem auch ein relativ großes Praepubis überliefert ist. Gleichwohl stammten beide von ziemlich großen Tieren, möglicherweise auch von verschiedenen Arten.

Schon WAGNER (1861: 523) machte den Versuch, diese Reste von seinem *Pt. „eurychirus“* (= *suevicus*) herzuleiten. Leider ist auch heute noch das Becken von *Pt. suevicus* nicht besonders gut bekannt. Sein Sacrum ist zwar auch aus 5 Wirbeln zusammengesetzt, aber die Form der Praepubes weicht jedenfalls von demjenigen des Haarlemer Exemplares deutlich ab.

Eine Vereinigung mit dem in der Größe entsprechenden *Pt. longicollum* scheitert ebenfalls an der abweichenden Praepubisgestalt. Außerdem ist das Becken sowohl bei *Pt. suevicus* als auch bei *Pt. longicollum* nicht von der Dorsalseite her bekannt.

Die synostische Verbindung von Sacrum und Ilium läßt auch die Gattung *Germanodactylus* in den Bereich einer möglichen systematischen Zuordnung treten. Das Becken dieser Gattung ist ja durch weitgehende Knochenverschmelzung charakterisiert. (vgl. S. 63). Auch die plumper Form der Praepubes zeigt gewisse Ähnlichkeit. Allerdings wird weder bei *G. rhampastinus* noch bei *G. cristatus* die Größe des *grandipelvis*-Beckens erreicht.

Nicht zuletzt soll auch die größte Pterodactyloideen-Art, „*Pt. grandis*“, im Hinblick auf eine mögliche Identität mit „*Pt. grandipelvis*“ in Betracht gezogen werden. Da aber „*Pt. grandis*“ nur in Extremitätenresten bekannt ist, ergeben sich für einen direkten Vergleich keine Anhaltspunkte.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die beiden Becken von „*Pt. grandipelvis*“ sehr wahrscheinlich zu einer oder auch zwei bekannten Arten der Pterodactyloidea gehören. Da gut erhaltene Becken auch heute noch recht selten sind, reicht unser gegenwärtiges Fundmaterial noch nicht aus, um die Exemplare systematisch einzuordnen.

1.4.3. „*Pterodactylus*„ sp.

Abb. 27J; Taf. 13, Fig. 2

Exemplar Nr. 78: Phil.-Theol. Hochschule, Eichstätt, Inv.Nr. 1963. 1a.

Fundschrift: Solnhofener Schichten, Malm Zeta 2

Fundort: Schernfeld bei Eichstätt

Beschreibung

Auf einer 33×55 cm großen Kalksteinplatte liegt der isolierte Flugarm einer sehr großen Pterodactyloideen-Art. Es ist die rechte Extremität, die mit ihrer Medianseite dem Gestein aufliegt. Humerus, Unterarm, Carpus, Pteroid, Metacarpus und die drei ersten kleinen Finger sind in ihrer natürlichen Lage erhalten. Der Flugfinger befindet sich zwar noch in Artikulation mit der distalen Gelenkrolle des Metacarpale IV, wurde aber um etwa 90° nach dorsal verlagert. Von der 3. Flugfingerphalange sind nur etwa 90 mm auf der Platte. Der Rest und die 4. Phalange sind verlorengegangen.

Der ganze Flugarm ist beiderseits von einem etwa 2 cm breiten, hellen Saum umgeben, der sich von der mehr ockerfarbigen Oberfläche der übrigen Platte abhebt. Im Winkel zwischen Pteroid, Metacarpus und den beiden ersten Flugfingerphalangen kann bei entsprechendem Streiflicht eine auffallende Unebenheit festgestellt werden, die zweifellos auf Flughautabdrücke zurückgeführt werden kann.

Der kräftige Humerus ist kaum gekrümmt; proximal befindet sich eine mittlere Erhebung, von der aus sich einerseits der Processus lateralis 24 mm und medialwärts das Caput articulare humeri 18 mm ausbreiten. Der distale Teil stellt sich in einem kalzitüberkrusteten Condylus von 27 mm Durchmesser dar.

Am proximalen Ende des Zeugopodiums ist die Knochensubstanz ausgebrochen. Radius und Ulna liegen dicht zusammen, wobei sich die Ulna als fast doppelt so kräftig erweist und auch etwas länger ist als der Radius. Zusammen bilden sie gegen den Carpus eine gemeinsame Gelenkfläche von 25 mm Breite.

An der radialen Seite lenkt das Pteroid mit seinem auf 6 mm Durchmesser angewachsenen Proximalende in den Carpus ein. Im Mittel ist es aber nur 2 mm breit. Mit 110 mm erreicht es mehr als 80% der Radiuslänge.

Mit Ausnahme eines lateral dislozierten Carpale (11×8 mm) können einzelne Carpalia nicht unterschieden werden.

Der Metacarpus übertrifft den Unterarm geringfügig an Länge. Das stärkste Metacarpale, das des Flugfingers, endet distal in einer Gelenkrolle von etwa 13 mm Durchmesser. Während die Schaftstärke in der Mitte 8,5 mm beträgt, erreichen die schlanken Metacarpalia der kleinen Finger I-III nur etwa 1,5 mm Breite.

Im Vergleich zur Größe der Extremität erscheinen die Krallen der ersten drei Finger relativ klein und zurückgebildet. Man kann sich nicht vorstellen, in welcher Weise sich ein solches Tier mit etwa 2 Metern Flügelspannweite und entsprechendem Körpergewicht seiner nur 5–7 mm langen Krallen bedient haben mochte.

Die langen Fingerglieder waren hohl, die Röhrenknochen wurden aber durch Druck zusammengepreßt. Die Wandstärke betrug bei der 1. Flugfingerphalange 1 mm. An beiden Enden verbreitern sich die Phalangen auf mehr als das Doppelte ihrer mittleren Schaftstärke, aber im wesentlichen auf die Flughautseite hin. Sie artikulieren stumpf gegeneinander und hatten nur wenig Bewegungsfreiheit.

Maße: (mm)

Humerus, Länge	116			
Humerus, proximale Breite	42			
Humerus, mittl. Schaftbreite	12			
Humerus, distale Breite	27			
Ulna, Länge	138			
Ulna, mittl. Schaftbreite	8			
Radius, Länge	133			
Radius, mittl. Schaftbreite	4,5			
Pteroid, Länge	110			
Pteroid, mittl. Schaftbreite	2			
Carpus	etwa 10			
Metacarpale IV, Länge	140			
Metacarpale IV, mittl. Schaftbreite	8,5			
Phalangen des 1. Fingers	13;	5		
Phalangen des 2. Fingers	14;	9;	5,5	
Phalangen des 3. Fingers	19;	7,5;	8,5;	7
Phalangen des 4. Fingers	182;	171;	—;	—

Beziehungen:

Beim Versuch, dem vorliegenden Rest eine bestimmte systematische Stellung zuzuweisen, scheiden die kleinen und mittelgroßen Pterodactyloidea-Arten von vornherein aus. Für einen Vergleich kommen also größtmäßig die *Pterodactylus*-Arten *longicollum*, *suevicus* und *grandis*, die *Germanodactylus*-Arten *cristatus* und *rhampastinus* sowie die Gattung *Gnathosaurus* in Frage.

Die Vorderextremität von *Pt. longicollum* ist vor allem durch einen extrem langen Metacarpus ausgezeichnet, der den Unterarm an Länge weit übertrifft. Daneben bestehen zwischen den einzelnen Flugfingerphalangen große Längendifferenzen. Beide Merkmale sind am vorliegenden Flugarm nicht vorhanden.

Bei *Pt. suevicus* ist zwar die Größenabnahme von der 1. zur 4. Flugfingerphalange geringer, aber auch hier erreicht der Metacarpus eine größere relative Länge. Zudem ist der Humerus wesentlich kürzer.

Die zunächst naheliegende Möglichkeit einer Vereinigung mit *Pt. grandis* wird umgekehrt dadurch ausgeschlossen, daß der Metacarpus wesentlich kürzer als der Unterarm ist, bzw. zwar das Humerus/Metacarpus-Verhältnis gleich ist, aber Radius und Ulna stark verlängert sind.

Die beiden *Germanodactylus*-Arten haben zwar ein ähnliches Humerus/Metacarpus-Verhältnis, kommen aber ebenfalls wegen ihres langen Unterarmes, der den Metacarpus an Länge übertrifft, für eine nähere Beziehung nicht in Frage.

Schließlich bleibt noch die Gattung *Gnathosaurus* zu erwähnen, von der bisher nur der Schädel bekannt ist. Das größte Exemplar (Nr. 70) mit 280 mm Schädellänge kann durchaus einen Flugarm mit den gleichen Dimensionen besessen haben. Da aber bisher die Schädel von *Gnathosaurus* nicht im Zusammenhang mit Extremitäten gefunden wurden, bliebe eine entsprechende Zuordnung des vorliegenden Stückes rein spekulativ.

Obwohl festzustehen scheint, daß das Exemplar keiner bekannten Art angegliedert werden kann, darf von einer spezifischen Benennung wegen der Unsicherheit der Gattungszugehörigkeit abgesehen werden.

1.5. Irrtümlich zu den Pterodactyloidea gestellte Formen

1.5.1. „*Pterodactylus*“, *crassipes* H. v. MEYER, 1857

Das heute im TEYLER-Museum in Haarlem liegende Originalexemplar H. v. MEYER's (1859:

64, Taf. 3, Fig. 3) stammt aus den Plattenkalken bei Riedenburg. Außer den kleinen Fingern, dem Metacarpus und Bruchstücken von Unterarm, Praepubis, Femur, Tibia und den Füßen ist nichts vom Skelett erhalten geblieben.

Der kurze Metacarpus, der lange Metatarsus, die Form des Praepubis und die auffallend großen Krallen an Händen und Füßen erlauben es, das Stück den Rhamphorhynchoidea einzugliedern. Hier bietet sich zum Vergleich *Scaphognathus crassirostris* (GOLDFUSS) an, von dem bisher nur ein vollständigeres Exemplar bekannt ist. Auch H. v. MEYER hat das Stück mit diesem verglichen, glaubte aber, daß in der Länge der Mittelhand und der Fingerglieder, sowie in der Form der Klauen Verschiedenheiten vorliegen.

Zudem hielt H. v. MEYER die Art *crassirostris* noch für einen Pterodactyliden, wohingegen WAGNER (1858: 521) sie richtig als Rhamphorhynchiden erkannte und darauf (1861: 518) die Gattung *Scaphognathus* begründete.

Der Vergleich von „*Pt.*“ *crassipes* mit *Scaphognathus crassirostris* läßt sowohl hinsichtlich der Größe als auch der Morphologie einzelner Skelettelemente (Praepubis, Femur, Krallen) weitgehende Übereinstimmungen erkennen. Wenn auch die vorhandenen Reste von „*Pt.*“ *crassipes* nicht ausreichen, um eine spezifische Vereinigung mit *Scaphognathus crassirostris* vorzunehmen, so dürfen beide Exemplare sicherlich als kongenerisch betrachtet werden.

1.5.2. *Anurognathus ammoni* DÖDERLEIN, 1923

Nach der von C. C. YOUNG (1964: 252) angeregten Systematik gliedert sich die Unterordnung Pterodactyloidea in die Familien Germanodactylidae, Pterodactylidae, Anurognathidae, Ctenochasmatidae und Belonochasmatidae.

Die Gattung *Anurognathus* möchte YOUNG (1964: 253) aufgrund des hohen, kurzen Schädels und des kurzen Schwanzes zu den Pterodactyloidea stellen. Wie aber schon DÖDERLEIN (1923: 155) feststellte, stimmt *Anurognathus* mit Ausnahme des rudimentären Schwanzes in allen Merkmalen mit den Rhamphorhynchoidea überein: in der vollständigen Trennung von Naris und Praeorbitallücke, die durch einen aufragenden Maxillarfortsatz hergestellt wird. Bei den Pterodactyloidea erfolgt die Trennung, wenn überhaupt, durch einen Nasalefortsatz. Weitere Rhamphorhynchiden-Merkmale sind die kurzen Halswirbel, das kurze Pteroid, der kurze Metacarpus, sowie die Länge der 5. Zehe, die wie bei *Rhamphorhynchus* lateral ab spreizbar war. Im Hinblick auf die abweichende Form des Schwanzstummels ist wohl mit Recht von DÖDERLEIN (1923: 131) die Vermutung geäußert worden, daß die Verkümmerng des Schwanzes bei *Anurognathus* unabhängig von den Pterodactyloidea erfolgt sei.

Es ist daher wohlbegründet, *Anurognathus* bei den Rhamphorhynchoidea zu belassen und darüberhinaus ihn in einer Familie, Anurognathidae (nach O. KUHN 1937) den anderen Familien dieser Unterordnung gegenüberzustellen.

1.5.3. *Belonochasma aenigmaticum* BROILI, 1939

„Über ein neues Wirbeltier aus dem oberen Jura von Franken“ ist der Titel der Arbeit, in der BROILI (1939: 133) ein seiner Meinung nach aus Schädel und Unterkiefer bestehendes Fossil von Solnhofen beschrieb. Das Besondere an diesem Stück (Bayer. Staatssammlung München, Inv.Nr. 1938 I 87) besteht aus einem vermeintlichen, dichten Zahnbesatz aus sehr langen, schmalen, nadelförmigen „Zähnen“, die in einer rinnenförmigen Vertiefung wurzeln.

Insgesamt lassen sich etwa 1000 solcher 17-18 mm langen und 0,5 mm breiten „Zähne“ feststellen.

BROILI selbst ließ die systematische Zugehörigkeit offen, ja er betont ausdrücklich, daß er *Belonochasma* für ein von dem Flugsaurier *Ctenochasma* verschiedenes Genus hält und kommt zu dem Schluß, daß das Tier ein „Wasserbewohner war, oder seine Nahrung im Wasser suchte.“

Nichtsdestoweniger wurde in der Folgezeit *Belonochasma* z. T. fraglich den Pterodactyloidea zugeordnet (z. B. ROMER 1956: 644; ORLOV, Osnovy XII, 1964: 601). O. KUHN (1961: 63) errichtete dafür die Familie: Belonochasmatidae.

Bei O. KUHN (1966: 35; 1967: 46) findet sich erstmals der Hinweis, daß es sich bei *Belonochasma* um Kiemen eines Ganoidfisches handle.

In der Philosophisch-Theologischen Hochschule Eichstätt werden von Herrn Prof. Dr. F.X. MAYR seit einigen Jahren alle *Belonochasma*-verdächtigen Reste aus den Plattenkalken systematisch gesammelt. Das Material, das mich Herr Prof. Dr. MAYR freundlicherweise einsehen ließ, beweist ohne Zweifel, daß es sich bei *Belonochasma* um Fischreste handelt, vermutlich um einen Stützapparat in den Kiemen.

Da Herr Prof. Dr. MAYR selbst eine entsprechende Veröffentlichung seiner Untersuchungen plant, möchte ich hier seinen Ergebnissen nicht vorgreifen, zumal es in diesem Rahmen nur auf die Feststellung ankam, daß *Belonochasma* von den Pterodactyloidea im besonderen und von den Pterosauria im allgemeinen zu trennen ist.

2. ONTOGENIE

2.1. Jugendformen

Die Errichtung von 28 *Pterodactylus*-Arten durch die früheren Bearbeiter hat ihren Grund teils in der Neubenennung einzelner Skelett-Teile, teils aber auch darin, daß Jungtiere mit eigenen Artnamen belegt wurden. Gleichwohl wurde verschiedentlich die Vermutung geäußert, es handle sich bei den kleinen Exemplaren wie *Pterodactylus „brevirostris“* und *Pt. „meyeri“* um juvenile Individuen (WAGNER 1837: 196; H. v. MEYER 1859: 55; ARTHABER 1921: 12). Da jedoch die Artabgrenzung vor allem in einem Vergleich der relativen Skelettproportionen gesehen wurde, mußte eine Zuordnung junger Individuen zu ausgewachsenen mißlingen (vgl. H. v. MEYER 1859: 59). An der Tatsache, daß sich die gegenseitigen Größenverhältnisse von Skelettabschnitten im Laufe des individuellen Wachstums allometrisch verschieben, geht auch die „Kurventabellen-Methode“ WIMAN's (1925: 22) vorbei, der z. B. *Pt. „brevirostris“* und *Pt. „meyeri“* für gut trennbare Arten hält.

Die Vorstellung, die man zunächst mit einem juvenilen Tier verbindet, ist die geringe Körpergröße. Wir werden daher in den kleinsten bisher bekannten Exemplaren Jungtiere vermuten dürfen, obwohl es sowohl denkbar ist, daß nicht alle kleinen Skelette von Jungtieren stammen, als auch, daß unter den mittelgroßen Formen jugendliche Tiere größerer Arten zu finden sind.

Die Klärung der Frage, ob die kleinen *Pterodactylus*-Exemplare als Jungtiere oder als Vertreter kleiner Arten anzusehen sind, hängt somit ganz offensichtlich davon ab, ob es gelingt, Merkmale zu erkennen, die eindeutig auf die Jugendlichkeit eines Individuums zurückgeführt werden können.

Schon QUENSTEDT (1852: 140) erwähnt, daß der Scleralring junger *Pterodactylen* gegliedert, bei adulten aber verwachsen sei. Dieser Auffassung widersprachen aber bereits die Beobachtungen H. v. MEYER's (1859: 57), daß ungegliederte Scleralringe bei den *Pterodactyloidea* überhaupt nicht vorkommen. Auch die Annahme, daß bei *Pterodactylus „scolopaciceps“* (Exemplar Nr. 21) ein verwachsener Scleralring vorliege (nach BROILI 1938: 147), findet am Original keine Bestätigung.

Aufgrund der Untersuchungen am hier erfaßten *Pterodactyloiden*-Material ergaben sich folgende wachstumsabhängige Kriterien, die objektive Rückschlüsse auf das individuelle Lebensalter erlauben:

1. Der Schädel-Orbita-Längen-Index (S-O-L-Index)
2. Die Fußphalangen-Formel

2.1.1. Der Schädel-Orbita-Längen-Index

Nach KÄLIN (1933: 659) spielen die relative Größe und Lage der Schädelöffnungen von rezenten Krokodilen bei der objektiven Altersbestimmung eine große Rolle. Es zeigte sich, daß u. a. der morphogenetischen Änderung des Schädel-Orbita-Längen-Index' mehr oder weniger allgemeine Gültigkeit, nicht nur bei den Reptilien, zukommt.

Am Material aus 14 verschiedenen Krokodilarten konnte KÄLIN (1933: 669) zeigen, daß der S-O-L-Index bei den kleinsten und somit jüngsten Schädeln meistens am größten ist und mit zunehmendem Alter rasch abnimmt. Im Verhältnis zur Gesamtlänge des Schädels ist also die Orbita bei jungen Tieren bedeutend größer als bei älteren.

Andere ontogenetisch bedingte Proportionsverschiebungen am Krokodilier-Schädel, die sich durch den Breiten-Längen-Index des Schädeldaches und den Längen-Breiten-Index des Schädels oder der Schnauze ausdrücken lassen, sind bei den Pterodactyloidea fast nie festzustellen, da die weitaus meisten Schädel in seitlicher Lage eingebettet wurden und deshalb die Schädelbreite nicht ermittelt werden kann. Bedingt durch diese Erhaltung lassen sich aber in den meisten Fällen zuverlässige Werte für die Längen von Schädel und Orbita gewinnen, da sie durch Verdrückung nicht beeinträchtigt werden.

Der S-O-L-Index ist folgendermaßen definiert:

$$\frac{\text{GröÙte Länge der Orbita} \times 100}{\text{Gesamtlänge des Schädels}}$$

Der Indexwert stellt also den prozentualen Anteil der Orbitalänge an der Schädellänge heraus.

Unabhängig von der systematischen Stellung der Exemplare seien im folgenden die S-O-L-Indices nach der Schädellänge geordnet tabellarisch dargestellt:

Exemplar-Nr.	Schädellänge	Orbitalänge	S-O-L-Index
6	23,0	7	30,4
7	25,0	8,2	32,8
29	26	8	30,8
30	25,5	8	31,4
9	25,7	9	35,0
31	26,5	9,3	35,0
32	27,5	7,5	26,2
33	28	9,3	33,2
34	32,5	10,5	32,3
45	33	5,5	16,7
46	33,5	6	17,9
10	35	10	28,5
35	36	10	27,8
11	38	9	23,7
49	42	7,5	17,9
50	42,5	7	16,5
51	43,5	7,5	17,3
1	44	9,3	21,1
42	57	12	21,0
12	57,5	10	17,4
44	70	12	17,2
15	71	11	15,5
16	73,5	11	15,0
21	83	13	15,6
22	83,5	13	15,6

Exemplar-Nr.	Schädellänge	Orbitalänge	S-O-L-Index
23	84	12,5	14,9
26	87,5	14	16,0
4	108	15,5	14,3
28	113,5	17	15,0
61	130	19	14,6
53	152	22	14,5
64	210	25	11,9
58	215	35	16,3

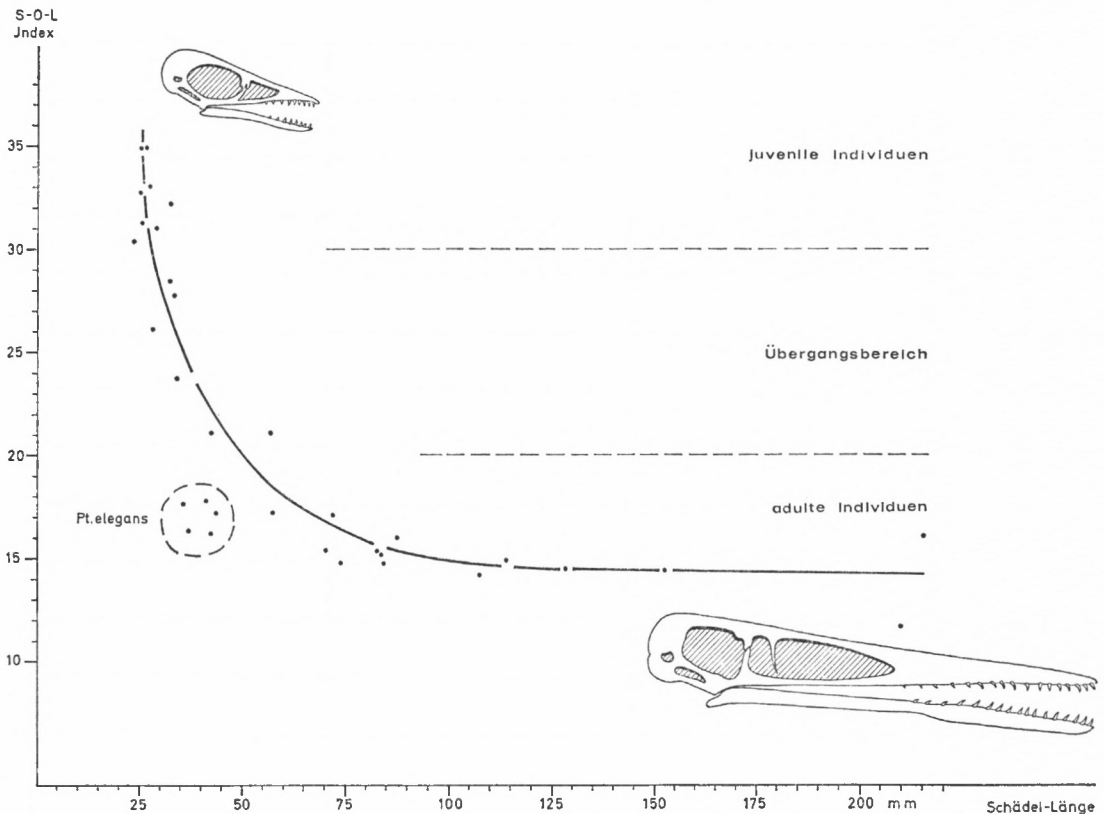


Abb. 17: Beziehungen zwischen dem Schädel-Orbita-Längen-Index (S-O-L-Index) und der Schädel-Länge oberjurassischer Pterodactyloidea. Die relativ niedrigen Werte des S-O-L-Index' bei den Exemplaren von *Pterodactylus elegans* machen trotz der geringen Schädel-Länge deutlich, daß es sich dabei nicht um juvenile Individuen, sondern um Vertreter einer kleinwüchsigen Art handelt.

Wie aus der Tabelle und Abb. 17 hervorgeht, ist mit zunehmender Schädel-Länge im allgemeinen eine Abnahme des S-O-L-Index festzustellen. Ausnahmen sind die Exemplare Nr. 45, 46, 49, 50 und 51, die trotz eines relativ kleinen Schädels einen S-O-L-Index aufweisen, wie er bei anderen Individuen mit mehr als doppelter Schädel-Länge auftritt.

Die Vermutung liegt nahe, daß es sich hier um ausgewachsene Individuen einer kleinwüchsigen Art handelt. Wie aus der Morphologie, insbesondere der Bezahnung, hervorgeht, sind sie in der Tat alle Vertreter von *Pterodactylus elegans* und die Verknöcherung des Fußskeletts (vgl. S. 94) beweist, daß sie nicht mehr juvenil sein können.

Obwohl sich kein starres Schema aufstellen läßt, aus welchem der Grad der Jugendlichkeit entsprechend dem Wert des S-O-L-Index abzulesen wäre, kann doch annähernd als Gesetzmäßigkeit herausgestellt werden, daß ein S-O-L-Index von mehr als 30 sicher nur juvenilen Tieren eigen ist und daß ein Wert unter 20 nur bei einigermaßen erwachsenen Individuen vorkommt. Dazwischen liegt ein Übergangsbereich der halbwüchsigen, nicht mehr juvenilen, aber noch nicht voll ausgewachsenen Tiere. (vgl. Abb. 17 u. 18) Der Grund für die Proportionsverschiebung liegt vor allem an der starken Verlängerung der Schnauze mit zunehmendem Alter.

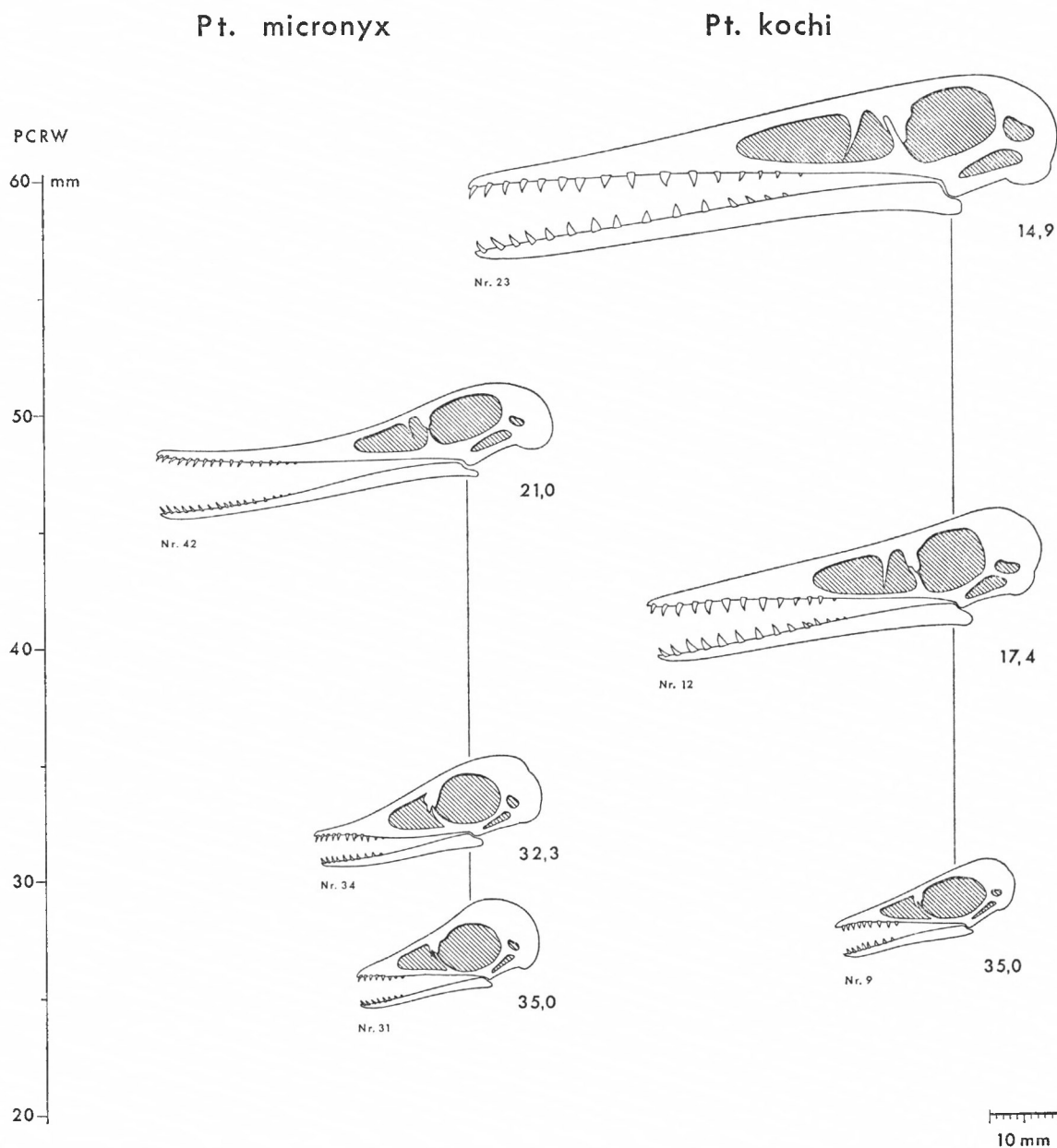


Abb. 18: Schädel-Orbita-Längen-Index während der Ontogenie von *Pterodactylus micronyx* und *Pterodactylus kochi*. Schädel in natürlicher Größe nach den Exemplaren Nr. 31, 34, 42 (*micronyx*) und 9, 12, 23 (*kochi*). – PCRW = prae-caudale Rumpfwirbelsäule.

Eine gewisse Schwankung der Indexwerte ergibt sich zwangsläufig aus der Variation der individuellen und artspezifischen Wachstumsgeschwindigkeit und nicht zuletzt aus der subjektiven Meßungenauigkeit. Außerdem muß berücksichtigt werden, daß bei allen Wachstumsreihen an fossilem Material nicht der ontogenetische Verlauf eines Individuums betrachtet werden kann, sondern immer eine Anzahl von verschiedenen Individuen, deren unterschiedlicher Alterszustand durch den individuellen Tod fixiert wurde.

Immerhin ergeben sich gute Anhaltspunkte, die zusammen mit den übrigen Methoden der Altersbestimmung (vgl. S. 92) eine hinreichend gesicherte Aussage über das relative Lebensalter einzelner Tiere erlauben.

2.1.2. Die Fußphalangen-Formel

Bereits H. v. MEYER (1859: 20) erkannte, daß das Fußskelett der Pterodactylen eine unterschiedliche Anzahl von Phalangen aufweist. Die Abweichungen beschränken sich auf die 3. und 4. Zehe, an denen bei *Pterodactylus antiquus* 4 bzw. 5, bei *Pt. „scolopaciceps“* (= *kochi*) 3 bzw. 4 und bei *Pt. micronyx* je 3 Glieder zu beobachten seien. Unter der Annahme von nur 4 Zehen – die 5. Zehe bezeichnete er nur als „Stümmel“ – erhielt H. v. MEYER für diese 3 Arten die nach seiner Ansicht spezifischen Fußphalangenformeln 2.3.4.5, 2.3.3.4 und 2.3.3.3.

Es wurde allerdings schon von früheren Autoren (z. B. WAGNER 1837: 186) die Fünfzehigkeit von *Pterodactylus* mit der Formel 1.5.4.3.2 erkannt, jedoch mit einer abweichenden Deutung der eingliederigen, krallenlosen Zehe als innenliegende „Daumenzehe“.

Auch ZITTEL (1882: 66) betont die Fünfzahl der Zehen entsprechend einer Phalangenformel von 2.3.4.5.1 und weist sie bei *Pt. antiquus*, *kochi*, *elegans* und „*brevirostris*“ nach (vgl. S. 46).

Von einer abnormen Ausbildung des Fußskeletts berichtet schließlich noch WIMAN (1925: 30; 1928: 368) bei *Pt. „westmani“* (= *kochi*), bei dem die 5. Zehe aus zwei Phalangen bestehen soll. WIMAN glaubte auch bei anderen Exemplaren (Nr. 5 und 20) diese zweite Phalange beobachtet zu haben, woraus er auf eine normale Fußphalangenformel 2.3.4.5.2 schließt.

Unter den 78 Exemplaren, die dieser Bearbeitung zugrundeliegen, war bei 36 das Fußskelett so erhalten, daß die Phalangen zuverlässig abgezählt werden konnten. Dabei war eine Fußphalangenformel

2.3.4.5.1 bei 25,
2.3.4.4.1 bei 1,
2.3.3.4.1 bei 3 und
2.3.3.3.1 bei 8 Exemplaren festzustellen.

Daraus geht hervor, daß die Veränderungen der Phalangenzahl in der 3. und 4. Zehe stattfinden. Es handelt sich im einzelnen beim 3. Strahl um das Vorhandensein oder Fehlen eines sehr kleinen Gliedes nach der ersten Phalange, beim 4. Strahl um Vorhandensein oder Fehlen ein oder zwei sehr kleiner Glieder nach der ersten Phalange.

Vergleicht man die Körpergrößen (repräsentiert durch die Länge der PCRW) mit der entsprechenden Phalangenformel, so ergibt sich folgende Übersicht:

PCRW (mm)	Phalangenformel
30–90	2.3.4.5.1
28	2.3.4.4.1
23–38	2.3.3.4.1
20–40	2.3.3.3.1

Es kann festgestellt werden, daß die größeren, also auch älteren Individuen die Formel 2.3.4.5.1 aufweisen, die als Normalformel für die adulten Exemplare angesehen werden kann. Kein Tier mit weniger als 30 mm PCRW besitzt diesen kompletten Phalangensatz des Fußes.

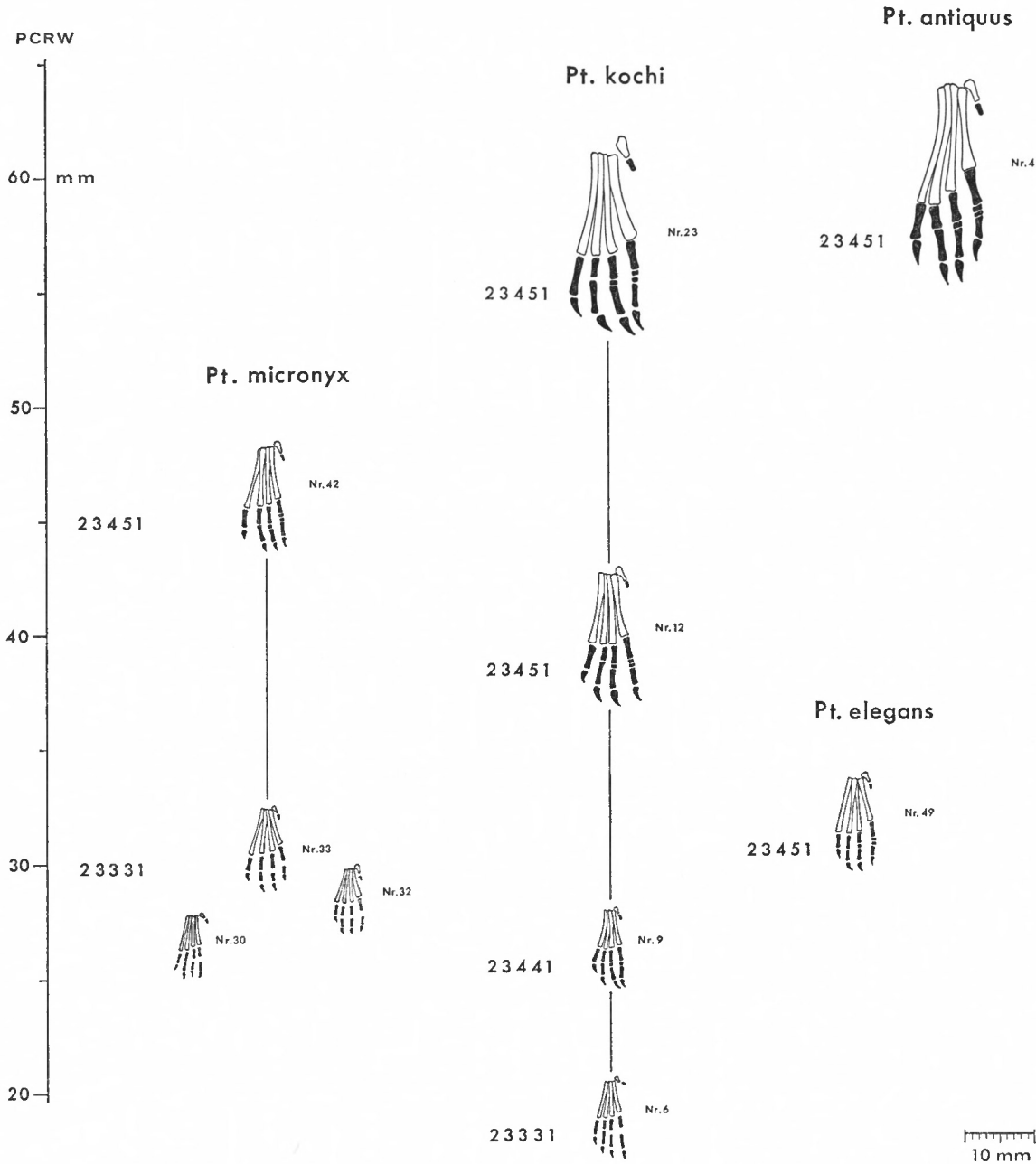


Abb. 19: Fuß-Phalangenformel während der Ontogenie von *Pterodactylus micronyx* und *Pterodactylus kochi* mit Beispielen von *Pt. antiquus* und *Pt. elegans*. Füße in natürlicher Größe nach den Exemplaren Nr. 30, 32, 33, 42 (*micronyx*), Nr. 6, 9, 12, 23 (*kochi*), Nr. 49 (*elegans*) und Nr. 4 (*antiquus*). – PCRW = praecaudale Rumpfwirbelsäule.

Den kleinsten Individuen fehlen entsprechend der Formel 2.3.3.3.1 die kleinen Phalangen in der 3. und 4. Zehe. In den meisten Fällen, d.h. bei ungestörter Lage des Fußes, klappt aber

an ihrer Stelle jeweils eine entsprechende Lücke, die nur den Schluß zuläßt, daß ursprünglich die kleinen Glieder vorhanden, aber noch nicht verknöchert, also knorpelig und deshalb fossil nicht erhaltungsfähig waren. (vgl. Abb. 5 b)

Der ungenügende Ossifikationsgrad der kleinen Zehenglieder, die offenbar erst nach den übrigen Phalangen verknöchern, ist ein eindeutiger Hinweis auf den jugendlichen Zustand eines Exemplares, so daß wir alle Tiere mit einer Fußphalangenformel 2.3.3.3.1 als juvenil ansehen müssen.

Mit fortschreitender Verknöcherung der kleinen Zehenphalangen, d.h. also mit zunehmendem Alter des Individuums, verschiebt sich die Formel nach 2.3.3.4.1 über 2.3.4.4.1 schließlich zum adulten Typus 2.3.4.5.1. Daraus ergibt sich zugleich die Reihenfolge, nach der die Verknöcherung vor sich geht: Als erstes ein Glied in der 4. Zehe, dann folgt das Glied der 3. Zehe und zum Schluß das zweite Glied in der 4. Zehe.

In der Fußphalangenformel besitzen wir nun neben dem Schädel-Orbita-Längen-Index ein weiteres Kriterium, das wachstumsabhängig ist und zur Unterscheidung von Jungtieren und kleinwüchsigen Arten herangezogen werden kann. Es ist also zu erwarten, daß die kleinen Exemplare, die sich durch ihren geringen S-O-L-Index als adult erwiesen haben, nämlich *Pterodactylus elegans*, dies auch durch ihre Fußphalangenformel bestätigen.

In der Tat sind alle Exemplare von *Pt. elegans* mit dem vollständig verknöcherten Fußskelett nach der Formel 2.3.4.5.1 ausgestattet; d.h. zugleich, daß von dieser kleinen Art bis jetzt keine juvenilen Exemplare bekannt geworden sind. Gleichgroße Individuen anderer Arten, wie z.B. *Pt. micronyx*, besitzen hingegen noch unvollkommen ossifizierte Füße nach der Formel 2.3.3.3.1.

Die Entwicklung der Fußphalangenformel während des Wachstums läßt sich am besten bei *Pterodactylus kochi* verfolgen, da von dieser Art das größte Material vorliegt. Bei ihr, *Pt. micronyx* und *Pt. antiquus* kann die Veränderung der Phalangenformel mit der absoluten Größe (als PCRW) folgendermaßen in Beziehung gebracht werden: (vgl. Abb. 19)

Art	Fußphalangenformel	PCRW (mm)
<i>Pterodactylus kochi</i>	2.3.3.3.1	20
	2.3.3.4.1	23
	2.3.4.4.1	28
	2.3.4.5.1	42–81
<i>Pterodactylus micronyx</i>	2.3.3.3.1	ab 28
	2.3.3.4.1	ab 32
	2.3.4.5.1	ab 35
<i>Pterodactylus antiquus</i>	2.3.3.3.1	24,5
	2.3.4.5.1	63–90

Vorweggenommen ist bei dieser Darstellung bereits die gesicherte Zuordnung der als jung erkannten Exemplare zu den adulten. (vgl. S. 95)

Es ist noch zu berücksichtigen, daß beim Erreichen der vollständigen Ossifikation des Fußskeletts das Wachstum des Individuums keineswegs abgeschlossen ist. Unter den Exemplaren von *Pterodactylus kochi* mit der Formel 2.3.4.5.1 ist das größte doppelt so groß als das kleinste.

Im übrigen ist eine ähnliche Veränderung der Handphalangenformel während des Wachstums nicht festgestellt worden. Auch die kleinsten Exemplare besitzen hier die Normalformel 2.3.4.4.0. Der Grund hierfür ist wohl darin zu sehen, daß in der Hand der Pterodactyloidea

so kleine Phalangen wie in den Zehen fehlen. Dagegen scheint auch der Tarsus erst in einem späteren Altersstadium zu verknöchern, wie an einem Exemplar (Nr. 6) von *Pt. kochi* zu sehen ist. (Abb. 5 b)

2.2. Die systematische Stellung der Jugendformen

So wichtig ein Erkennen von Jungenformen als solcher auch ist, es sagt zunächst nichts über den engeren systematischen Status der jeweils als jung erkannten Individuen aus.

Ganz allgemein ist zu erwarten, daß sich in der Gesamtheit der Jungtiere anteilmäßig Vertreter der bekannten, an erwachsenen Tieren unterscheidbaren Arten und Gattungen verbergen. Dieser rein schematisch-statistischen Vorstellung stehen aber erhebliche Einschränkungen entgegen:

1) Die relativ geringe Anzahl von 14 gesicherten Jugendexemplaren bei insgesamt 78 Pterodactyloiden-Resten.

2) Von 12 Arten sind 2 Arten nur in einem, 2 Arten nur in zwei und 1 Art nur in drei – erwachsenen – Individuen bekannt. Die Wahrscheinlichkeit, daß eines der Jungtiere zu diesen, ohnehin seltenen Arten gehört ist also gering.

3) Es muß auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß unter den kleinen Individuen sich das Jugendstadium einer noch nicht bekannten Art befindet.

Es ist andererseits aber die Annahme berechtigt, daß die individuenreichsten Arten, nämlich *Pterodactylus kochi* und *Pt. micronyx*, auch unter den Jungtieren zahlreicher vertreten sein dürften.

Konkrete systematische Zuordnungen lassen sich aber nur an Kriterien finden, die wachstumsunabhängig sowohl bei den jungen als auch bei den erwachsenen Individuen in artspezifischer Weise ausgebildet sind.

Zusätzlich kann die Entwicklung des allometrischen Wachstums von bestimmten Skelettabschnitten zu einer Verknüpfung verschiedener ontogenetischer Zustände herangezogen werden. (vgl. S. 98)

2.2.1. Wachstumsunabhängige Kriterien

Es ist naheliegend, bei der systematischen Bewertung von juvenilen Exemplaren dieselben Kriterien zugrunde zu legen, wie sie für die Bestimmung der adulten Pterodactyloidea brauchbar sind. Hier bietet sich in erster Linie der Bezahnungstypus an, der bei allen Pterodactyloiden artspezifisch verschieden ist.

Wachstumsunabhängig ist hier vor allem die Form und Anordnung der Einzelzähne, ihr gegenseitiger Abstand und der Umfang der Bezahnung, insbesondere, ob die Kieferenden bezahnt sind oder nicht.

Wachstumsabhängig und damit für eine systematische Aussage unbrauchbar ist die Anzahl der Zähne, die bei jungen Tieren geringer ist als bei erwachsenen. Da das Längenwachstum des Schädels sich vor allem in einer Verlängerung der Schnauze auswirkt, wird auch erst mit fortschreitendem Alter der Platz für eine größere Zahnzahl zur Verfügung stehen. Freilich beansprucht die Bezahnung einiger Arten, wie *Pterodactylus elegans* oder *Pt. micronyx* ohnehin nur die vorderen Kieferabschnitte.

Die Bezahnungstypen der oberjurassischen Pterodactyloiden Arten sind in Abb. 20 dargestellt und in folgender Übersicht kurz charakterisiert:

Art	Umfang der Bezeichnung	Zahnform	Anordnung	Zahnzahl pro Kieferhälfte
<i>Pterodactylus antiquus</i> (Abb. 20C)	Kieferspitze, bis unter die Nares; 50% der Schädellänge	flach-kegelig mit schmaler Basis	vorne: schräg, gebogen; hinten: gerade, aufrecht	20–25
<i>Pterodactylus kochi</i> (Abb. 20D)	Kieferspitze bis unter die Nares; 50–60% der Schädellänge	flach-kegelig mit breiter Basis	vorne: schräg, gebogen; hinten: gerade, aufrecht	15–20
<i>Pterodactylus micronyx</i> (Abb. 20E)	Kieferspitze nicht bis unter die Nares; 30% der Schädellänge	kurz, schlank, mit schmaler Basis	vorne: schräg, dicht hinten: gerade, aufrecht, größerer Abstand	15–18
<i>Pterodactylus elegans</i> (Abb. 20F)	Kieferspitze, nicht bis unter die Nares; 25% der Schädellänge	lang, schlank, mit schmaler Basis, runder Querschnitt	schräg nach vorne gerichtet, dicht stehend	15–38
<i>Pterodactylus suevicus</i> (Abb. 20A)	nur die vordersten Kieferabschnitte	lang, schlank, mit schmaler Basis	etwas gekrümmt, (?) dicht stehend	? 10
<i>Pterodactylus longicollum</i> (Abb. 20B)	Kieferspitze bis unter die Nares; 50% der Schädellänge	flach-kegelig mit breiter Basis, kräftig	schräg nach vorne gerichtet	15
<i>Germanodactylus cristatus</i> (Abb. 20H)	Kieferspitzen zahnlos; bis unter die Nares reichend	flach-kegelig, kurz breite Basis	vorne: schräg, gebogen; hinten: aufrecht, gerade	13
<i>Germanodactylus rhampbastinus</i> (Abb. 20G)	Kieferspitze bis unter die Nares; 55% der Schädellänge	spitz-kegelig mit seitlichen Kanten, robust	vorne: schräg, gebogen; hinten: gerade, aufrecht; großer Abstand	16
<i>Ctenochasma gracile</i> (Abb. 20I)	Kieferspitzen bis unter die Nares; 50% der Schädellänge	schlank, sehr lang, nadelartig; runder Querschnitt; einwärts gekrümmte Spitzen	schräg nach vorne gerichtet; dicht stehend; seitlich im Kiefer sitzend; (Reusengebiß)	48–90
<i>Gnatbosaurus subulatus</i> (Abb. 20J)	Kieferspitzen bis Vorderrand der Nares; 50% der Schädellänge	vorne sehr lang, kräftig; hinten kürzer werdend; Spitzen einwärts gekrümmt; runder Querschnitt	vorne: dicht stehend, nach vorne gerichtet; hinten: in weiterem Abstand aufeinander folgend; seitlich im Kiefer sitzend; (Reusengebiß)	32–34

Ein weiteres, nicht wachstumsabhängiges Merkmal, das eine systematische Übereinstimmung von Individuen verschiedenen Alters erkennen lassen dürfte, ist wohl auch der sagitale Knochenkamm am Schädel, der bisher nur bei den Gattungen *Germanodactylus* und *Gnatbosaurus* bekannt ist. Da Jungtiere mit Knochenkamm noch nicht gefunden wurden, muß aber auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß es sich hier um eine Alterserscheinung handelt, die nur bei diesen Gattungen auftritt.

Der konkave Oberrand des Schädels, wie er besonders bei *Pterodactylus micronyx* bezeichnend ist, wird ebenfalls bereits bei den juvenilen Exemplaren beobachtet. (vgl. Abb. 18)

Gute Anhaltspunkte könnten ferner aus der Form der Sternalplatte gewonnen werden. Sie besitzt bei *Pterodactylus antiquus* einen herzförmigen, bei *Pt. longicollum* einen eckigen und bei

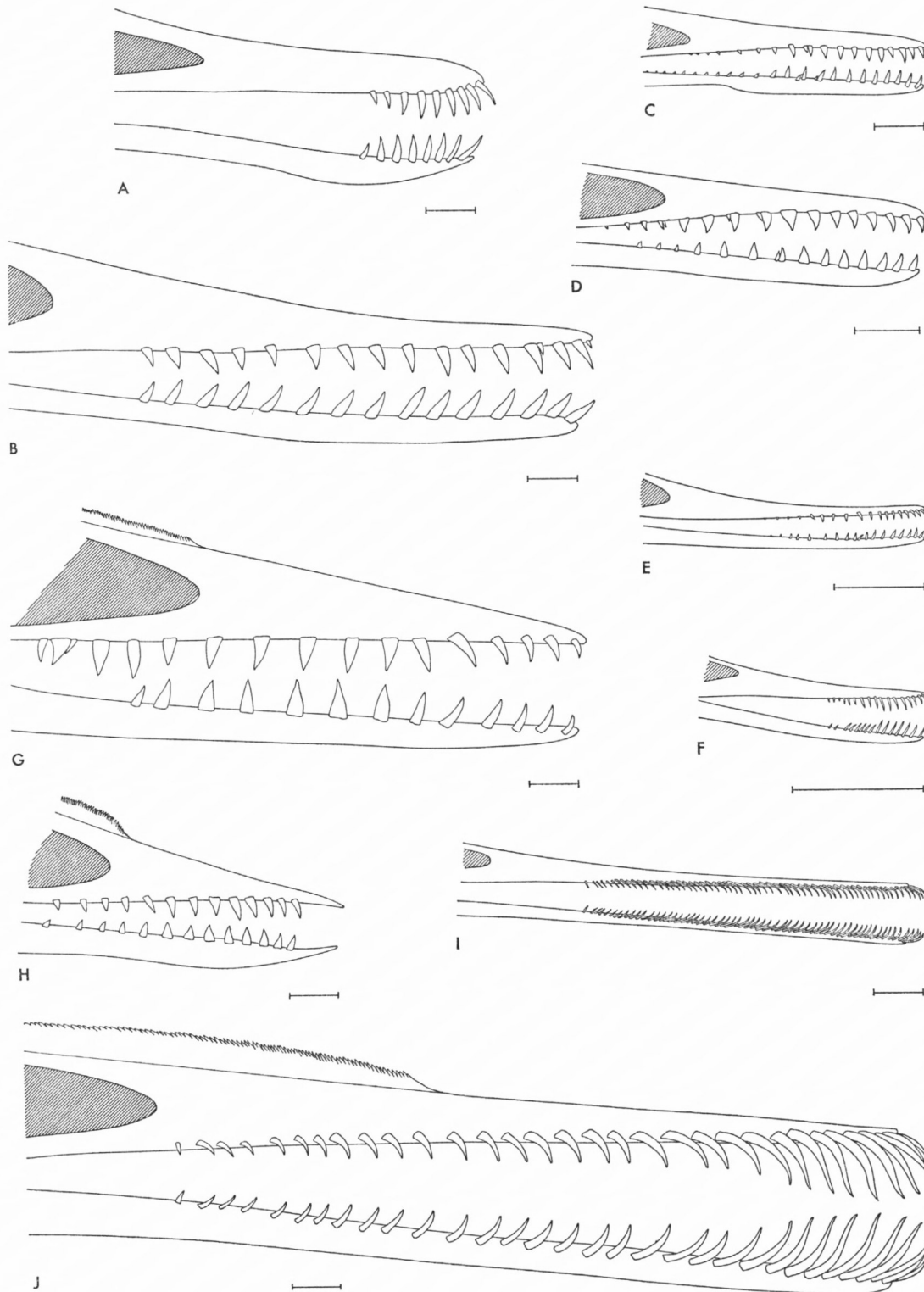


Abb. 20: Bezahnungstypus von Pterodactyloidea-Arten des süddeutschen Oberjura. – A: *Pterodactylus suevicus* Qu.; B: *Pterodactylus longicollum* H. v. M.; C: *Pterodactylus antiquus* (SOEMM.); D: *Pterodactylus kochi* (WAGN.); E: *Pterodactylus micronyx* H. v. M.; F: *Pterodactylus elegans* WAGN.; G: *Germanodactylus rhamphastinus* (WAGN.); H: *Germanodactylus cristatus* (WIMAN); I: *Ctenochasma gracile* OPP.; J: *Gnathosaurus subulatus* H. v. M. – Der Vergleichsmaßstab entspricht einer Länge von 10 mm.

Germanodactylus rhamphastinus einen gerundeten Umriß. Leider sind nur wenige unversehrte Sterna bekannt und bei Jungtieren aufgrund mangelnder Ossifikation sehr selten erhalten.

Die typische Verwachsung des Schulter- und Beckengürtels bei *Germanodactylus* ist wohl auch im juvenilen Stadium noch nicht sicher als solche zu erkennen. Wahrscheinlich erfolgt die Verschmelzung von Scapula und Coracoid bzw. von Sacrum, Ilium, Ischium und Pubis erst mit fortschreitendem Alter des Tieres und wäre somit als wachstumsabhängige Veränderung für eine Bestimmung der Jugendexemplare unbrauchbar.

2.2.2. Wachstums-Allometrie

Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung eines Individuums verschieben sich die gegenseitigen Proportionen der einzelnen Skelettabschnitte in charakteristischer, gesetzmäßiger Weise.

Gelingt es, das typische Wachstumsverhalten einer Art, wenigstens teilweise, zu rekonstruieren, wäre damit ein Schlüssel gefunden, um nicht nur Jungtiere und ausgewachsene, sondern alle Altersstadien einer bestimmten systematischen Einheit zuordnen zu können. Es sind zwar bereits durch die Beobachtung von wachstumsunabhängigen Merkmalen, im wesentlichen des Bezahnungstypus, artspezifische Kriterien verfügbar. Wir sind aber hier auf den guten Erhaltungszustand des Gebisses angewiesen, der nicht immer gegeben ist.

Viel eher ist es möglich, einfache Längenmaße von Schädel oder Einzelknochen mit hinreichender Genauigkeit zu erhalten, auch wenn Einzelheiten der Morphologie verlorengegangen sind, ja selbst wenn das Skelett völlig zerfallen vorliegt.

Es wurde bereits in einer früheren Arbeit (WELLNHOFFER 1968: 117) auf das charakteristische relative Wachstum von Schädel, Hals und Metacarpus bei einigen *Pterodactylus*-Arten hingewiesen. Es soll auch hier auf der Grundlage reicheren Materials das allometrische Wachstum dieser drei Skelettabschnitte untersucht und auf seine Verwertbarkeit in systematischer Hinsicht geprüft werden.

Da die Fehlerquellen mit geringeren Individuenzahlen vermehrt werden, stehen für Allometrie-Betrachtungen nur die individuenreicheren Arten zur Verfügung. Das sind *Pterodactylus kochi*, *Pt. micronyx* und *Pt. elegans*, mit Einschränkungen auch noch *Pt. antiquus*.

Als Bezugswert und zugleich ein Maß für die absolute Größe eines Individuums wird die praecaudale Rumpfwirbelsäule gewählt. Sie sei im folgenden kurz PCRW genannt. Die Wahl dieses Skelettabschnittes als Bezugswert ergab sich auch aus praktischen Erwägungen: Die Halswirbelsäule muß ausgeklammert werden, da ja gerade ihre Länge als Variable gilt. Die Grenze zwischen Rumpf und Sacrum ist oft nicht exakt zu finden. Dagegen ist die Schwanzwirbelsäule wegen ihrer Zartheit oft zerstört. Der Abschnitt vom 1. Rumpfwirbel bis zum letzten Sacralwirbel kann aber meist gut abgemessen werden; er ist auch selten stärker gekrümmt.

Zur PCRW werden nacheinander die Längenwerte von Schädel, Hals und Metacarpale IV in Beziehung gesetzt nach der sog. Allometriegleichung:

$$y = b \cdot x^{\alpha}$$

(„Gesetz der einfachen Allometrie“ nach HUXLEY & TEISSIER 1936: 936)

Dabei ist:

- y = die Dimension des jeweils betrachteten Skelettabschnittes (Schädel, Hals, Metacarpale)
- x = die Dimension für die Körpergröße (repräsentiert durch die PCRW)
- α = das Verhältnis der geometrischen Wachstumsraten beider Dimensionen zueinander (hypothetisch eine Konstante)
- b = eine Konstante, die vom Größenunterschied zwischen x und y abhängt.

α wird auch als „Allometriekonstante“ bezeichnet. (SIMPSON, ROE & LEWONTIN 1960: 398) Sie liefert ein Maß dafür, wie schnell ein Skelettabschnitt gegenüber dem Gesamtkörper wächst. Ist diese Konstante kleiner

als 1, liegt eine negative, ist sie größer als 1 liegt eine positive Allometrie vor. Bei einem Wert von $\alpha = 1$ wird von Isometrie gesprochen.

Im ersten Fall wird die geometrische Wachstumsrate von y kleiner sein als von x , im zweiten Fall ist sie größer, während bei Isometrie die Wachstumsraten für y und x gleich groß sind. Das ist z.B. der Fall bei den Schädeln erwachsener *Pterodactylus micronyx*, die in gleichem Maße anwachsen wie die PCRW. (vgl. Abb. 22).

Im allgemeinen lassen sich die in einem rechtwinkligen Koordinatensystem aufgetragenen Werte von x und y nicht an eine Gerade anpassen. Es ist dann zu erwarten, daß sich das allometrische Wachstum in Form einer Exponentialkurve entwickelt. Werden daher die Werte in einem Koordinatensystem zusammengefaßt, dessen Koordinaten in logarithmischem Maßstab unterteilt sind, sollten sich die Punkte in der Nähe einer gemeinsamen Geraden anordnen gemäß der „Standardgeradenformel“:

$$\ln y = \ln b + \alpha \ln x$$

Dabei wird die Steigung der Geraden durch die Allometriekonstante α ausgedrückt. Je nachdem, ob der Wert vom Tangens α größer, kleiner oder gleich 1 ist, wird positive bzw. negative Allometrie oder Isometrie ausgedrückt.

Bei der Bewertung des Wachstumsverhaltens einer systematisch einheitlichen Gruppe sind aus den Meßdiagrammen (Abb. 21–22) in den vorliegenden Fällen folgende Einschränkungen zu berücksichtigen:

1) Die vorhandenen Exemplare einer Art stammen nicht aus einer einheitlichen Population, sondern von verschiedenen Fundgebieten und manchmal aus stratigraphisch unterschiedlichen Fundschichten. Daraus ergibt sich, daß die Variationsbreite der Art und evtl. auch standortabhängige und phylogenetisch bedingte Unterschiede in die Meßwerte eingehen.

Im Idealfall sollte natürlich die Wachstumsallometrie aus Messungen an einem einzigen Individuum über eine Reihe von Altersstadien abgeleitet werden. Die einzige Alternative bei fossilen Objekten bietet sich durch die Untersuchung einer Anzahl verschiedener Individuen verschiedenen Alters an.

2) Bisher ist nicht erkennbar, ob sich ein Sexualdimorphismus allgemein in unterschiedlichen Allometriekonstanten äußert. In diesem Falle, der zumindest bei *Pterodactylus kochi* vermutet werden darf (vgl. S. 104), wäre eine breitere Streuung der Meßpunkte die Folge.

3) Als Unsicherheitsfaktor geht auch ein Fehler beim Vermessen selbst in das Diagramm ein. Dabei ist zu berücksichtigen, daß Wirbelsäulenabschnitte (Hals, PCRW) mit geringerer Genauigkeit, besonders bei starker Krümmung, abzumessen sind als einheitliche Knochen. Dazu kommt, daß der gleiche Meßfehler bei kleinen Werten, also bei den Jugendexemplaren, prozentual größer ist als bei großen Werten.

Die breite Streuung der Punkte in den Wachstumsdiagrammen, besonders im juvenilen Teil, wird optisch nicht zuletzt dadurch hervorgerufen, daß die logarithmische Maßeinteilung bei den kleinen Werten weit gespreizt und bei den größeren immer dichter zusammengedrängt wird.

Nach SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960: 398) sind zwei Abweichungen von der einfachen Allometriebeziehung möglich:

- 1) Die Allometriekonstante α kann sich während des Wachstums kontinuierlich ändern.
- 2) α kann sich in einem kritischen Stadium der Entwicklung plötzlich ändern, d.h. die nach den Meßpunkten konstruierte Gerade wird einen Knick aufweisen.

Die Verteilung der Punkte in einigen Wachstumsdiagrammen (Abb. 21–22) läßt keine geradlinige Anordnung erkennen, sondern deutet auf unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten im juvenilen und adulten Teil hin. Damit wäre der zweite Fall anzunehmen.

Es wurden nun für die Exemplare, die nach ihrer Fußphalangenformel (2.3.3.3.1; 2.3.3.4.1; 2.3.4.4.1) juvenil sind, gemeinsame Geraden („reduced major axis“ nach TEISSIER 1948) und für die als nicht mehr juvenil erkennbaren Individuen (mit einer Fußphalangenformel 2.3.4.5.1) einer Art ebenfalls gemeinsame Geraden konstruiert. Ferner ist außer der PCRW als Bezugswert auch die Humeruslänge verwendet worden, da Humerus und PCRW ziemlich gleich-

mäßig anwachsen (vgl. WELLNHOFER 1968: 119). Mit Ausnahme des Diagramms für *Pterodactylus antiquus* liegen somit Doppeldiagramme vor.

Pt. kochi

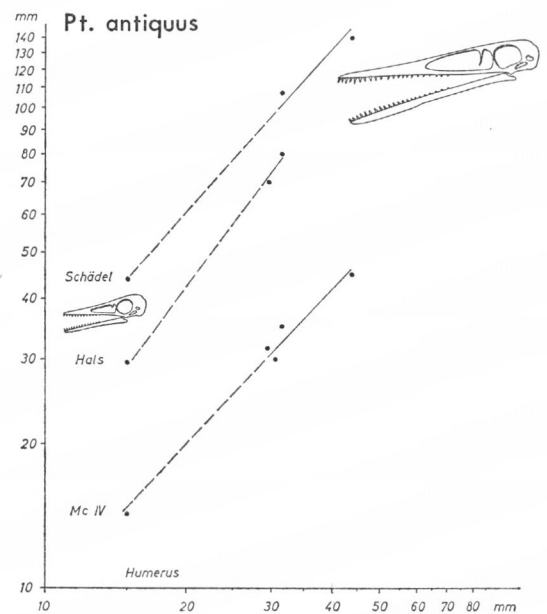
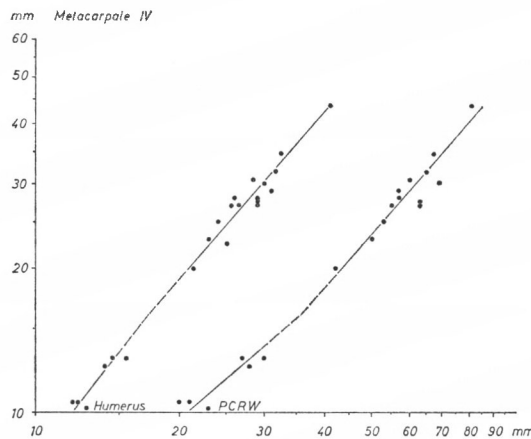
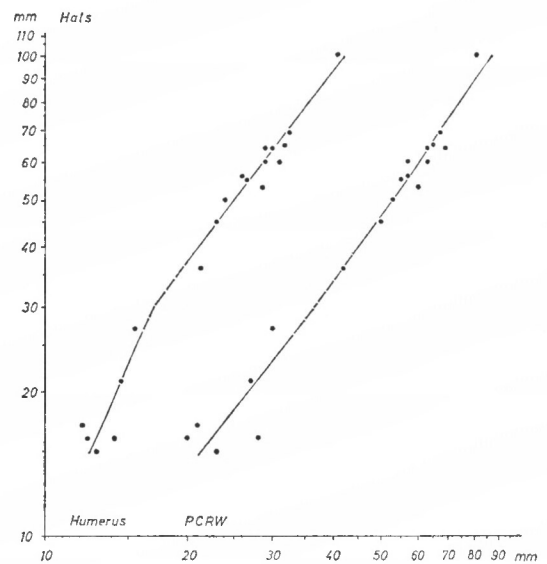
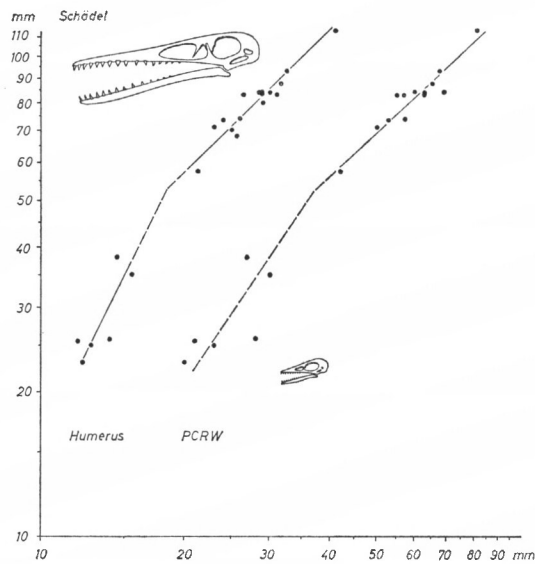


Abb. 21: Das allometrische Wachstum von Schädel, Hals und Metacarpus bei *Pterodactylus kochi* und *Pterodactylus antiquus*. Bei den Diagrammen für *Pt. kochi* wurde als Bezugswert (×) neben der PRCW auch der Humerus eingesetzt. Maßstab logarithmisch.

Erwartungsgemäß sind bei den beiden individuenreichsten Arten, *Pterodactylus kochi* und *Pt. micronyx*, die zuverlässigsten Ergebnisse zu erwarten.

Bei *Pt. kochi* (Abb. 21) zeigt sich dabei, daß in frühen Altersstadien das allometrische Wachstum des Schädels mit größerer Geschwindigkeit erfolgt als in späteren. Es liegt für den juvenilen Abschnitt eine positive, für den adulten eine negative Allometrie vor. Der Umschwung,

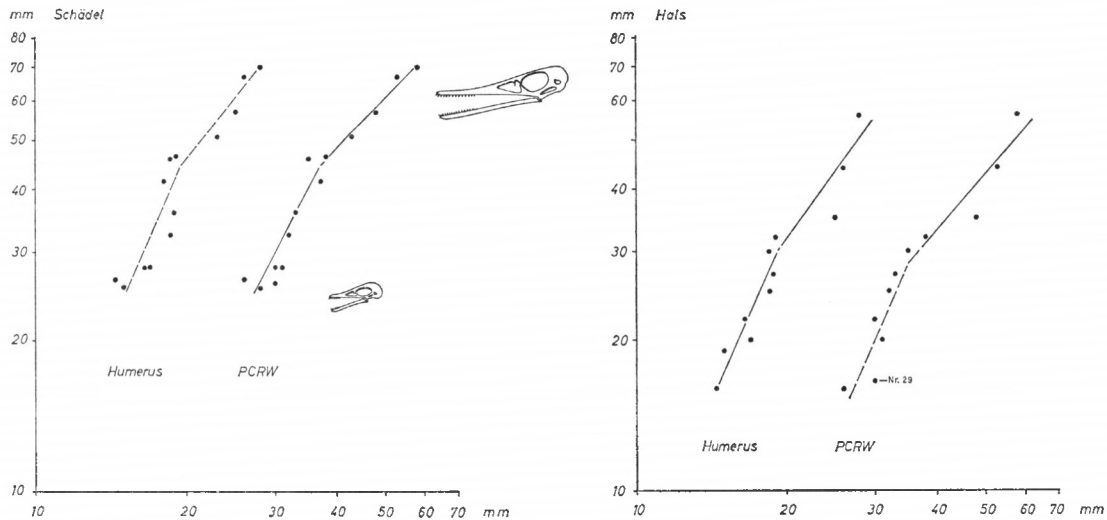
geennzeichnet durch einen Knick in der Geraden, fällt zusammen mit dem Zeitpunkt des Erreichens der kompletten Fußphalangenzahl 2.3.4.5.1.

Positive Allometrie während aller Altersstadien liegt dagegen im Wachstum der Halswirbelsäule vor; das Metacarpale wächst ungefähr isometrisch, in der Jugend negativ allometrisch.

Bei *Pt. micronyx* wächst der Schädel in der Jugend mit deutlich positiver Allometrie. Später ist sein Wachstum entsprechend mehr isometrischen Verhältnissen verlangsamt.

Die Halswirbelsäule wächst in der Jugend schneller als im Alter; in beiden Abschnitten der Geraden liegt aber positive Allometrie vor.

Pt. micronyx



Pt. elegans

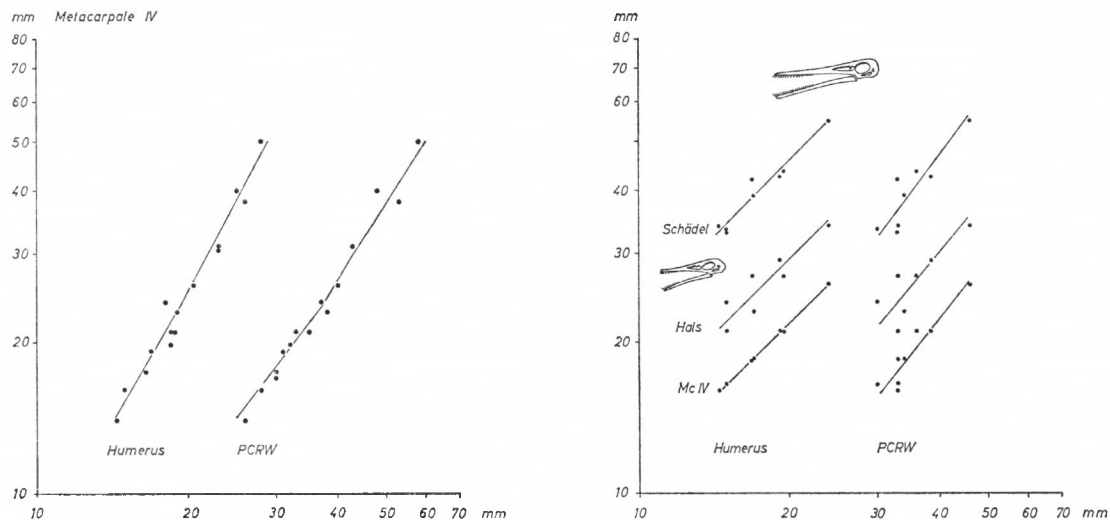


Abb. 22: Das allometrische Wachstum von Schädel, Hals und Metacarpus bei *Pterodactylus micronyx* und *Pterodactylus elegans*. Bei den Diagrammen wurde als Bezugswert (×) neben der PCRW auch die Humeruslänge eingesetzt. Maßstab logarithmisch.

Beschleunigtes Wachstum während der ganzen Entwicklung zeigt das Metacarpale entsprechend einer stark positiven Allometrie.

Bei *Pt. elegans* streuen die Werte meist erheblich; auch sind hier Jugendexemplare nicht bekannt. Für den nicht mehr juvenilen Teil der Individuen läßt sich aber für Schädel, Hals und Metacarpus ein ziemlich gleichartiges, isometrisches bis leicht positiv allometrisches Wachstum ableiten.

Von *Pt. antiquus* ist bisher nur ein Jugendexemplar bekannt (Nr. 1). Es kann also über eine Veränderung der Allometriekonstanten nichts ausgesagt werden. Im allgemeinen dürfte das allometrische Wachstum mit der auch sonst nahe verwandten Art *Pt. kochi* übereinstimmen, wobei allerdings Schädel und Hals bei *Pt. antiquus* relativ größer sind.

Tabellarisch zusammengefaßt ergibt sich folgende Übersicht:

Altersgruppe		juvenil			adult		
Allometrisches Wachstum		—	=	+	—	=	+
<i>Pterodactylus kochi</i>							
	Schädel			×	×		
	Hals			×			×
	Metacarpus	×				×	
<i>Pterodactylus micronyx</i>							
	Schädel			×		×	
	Hals			×			×
	Metacarpus			×			×
<i>Pterodactylus elegans</i>							
	Schädel					×	
	Hals					×	
	Metacarpus					×	

— : negative Allometrie; + : positive Allometrie; = : Isometrie

Aus den Wachstumsgeraden nach der Standardgeradenformel kann nicht nur die Steigung der Geraden entsprechend der Allometriekonstanten α entnommen werden, sondern es ist auch die Lage der Geraden im Koordinatensystem festgelegt, die durch die Konstante b, dem sog. Ursprungsindex ausgedrückt wird. Die Lage der Geraden ist abhängig vom Größenunterschied zwischen dem betrachteten Skelettabschnitt (Schädel, Hals, Metacarpus) und dem Bezugswert (PCRW).

Auch hierbei ergeben sich bei den vier betrachteten Arten Unterschiede von artspezifischem Charakter:

Relative Schädelgröße: Am größten bei *Pterodactylus antiquus*; es folgen *Pt. kochi*, *Pt. micronyx* und *Pt. elegans*. Diese Abstufung ist durch alle Altersstadien zu verfolgen.

Relative Halsgröße: Am größten wieder bei *Pt. antiquus*; es folgen in dieser Reihenfolge *Pt. kochi*, *Pt. micronyx* und *Pt. elegans*, und zwar in allen Altersstadien. Es haben also die Arten mit langem Schädel auch einen langen Hals, die Arten mit kurzem Schädel entsprechend einen kurzen Hals.

Relative Metacarpusgröße: Am größten bei *Pt. micronyx*; es folgen *Pt. elegans*, *Pt. antiquus* und *Pt. kochi*, der den kürzesten Metacarpus hat. Die Längenabstufung ist in dieser Reihenfolge wiederum durch alle Altersstadien festzustellen.

Im Zusammenhang mit der spezifischen Wachstumsallometrie und der relativen Größe von Schädel, Hals und Metacarpus zur Gesamtgröße des Individuums lassen sich somit auch aus wachstumsabhängigen Proportionsverschiebungen systematische Einheiten, in diesem Falle Arten, abgrenzen. Es kann dies zumindest als Ergänzung und Bestätigung der Artbestimmung mit Hilfe wachstumsunabhängiger Kriterien herangezogen werden.

Auf der Grundlage dieser Untersuchungen wurden folgende, im Schrifttum bisher z.T. als selbständige Arten geführte Exemplare als Jugendformen bereits bekannter Arten ermittelt:

Exemplar-Nr.	Benennung durch den Erstautor	Jugendstadium von:
1	<i>Pterodactylus spectabilis</i> H. v. MEYER, 1861	<i>Pterodactylus antiquus</i> (SOEEMMERRING)
7	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGN.); WINKLER, 1874	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGN.)
8	<i>Pterodactylus meyeri</i> H. v. MEYER, 1842	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGN.)
10	<i>Pterodactylus elegans</i> WAGN.; EDINGER, 1941	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGN.)
11	<i>Pterodactylus elegans</i> WAGN.; BROILI, 1925	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGN.)
29	<i>Ornithocephalus brevirostris</i> SOEEMMERRING, 1817	<i>Pterodactylus aff. micronyx</i> H. v. M.
33	<i>Pterodactylus elegans</i> WAGN.; RIKOVSKY, 1925	<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. M.
34	<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. M.; WINKLER, 1870	<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. M.
38	<i>Pterodactylus longirostris</i> CUV.; H. v. MEYER, 1859	<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. M.
38	<i>Pterodactylus pulchellus</i> H. v. MEYER, 1861	<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. M.

3. GESCHLECHTSDIMORPHISMUS

Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Tieren sind am fossilen Material nur insoweit feststellbar, als sie sich in der Skelett-Morphologie äußern. Die wenigen Weichteileindrücke, wie z.B. der Hinterhauptslappen bei Exemplar Nr. 28 (S. 32; Abb. 23 C; Taf. 5, Fig. 2), die bekannt geworden sind, lassen zu viele Möglichkeiten der Interpretation offen.

Direkte Hinweise auf das Geschlecht, wie z.B. Eier oder Embryonen in der Leibeshöhle, wurden bisher nicht gefunden. Es ist also zu prüfen, ob sekundäre Sexualmerkmale am Skelett selbst erkennbar sind.

Leider fehlen entsprechende Untersuchungen an rezenten Reptilien. Es ist jedoch bekannt, daß innerhalb der rezenten Krokodilarten eine große, individuelle Variabilität des Skeletts, offenbar unabhängig vom Geschlecht besteht. Unter anderem drückt sich das im Becken in einem Vor- oder Rückwärtswandern des Sacrums aus. Wir dürfen also auch der beobachteten unterschiedlichen Anzahl von Rumpf- und Sacralwirbeln als Geschlechtsindikator keine Bedeutung beimessen.

Verschiedentlich ist versucht worden, den sagitalen Knochenkamm am Schädeldach als mögliches Geschlechtsmerkmal zu deuten (PLIENINGER 1901: 66). Die Sagitalcrista wurde bisher bei der Gattung *Pterodactylus* noch nicht festgestellt, darf aber bei *Germanodactylus* und *Gnathosaurus* sehr wahrscheinlich als Gattungsmerkmal angesehen werden. (vgl. S. 63)

Da anzunehmen ist, daß sowohl männliche als auch weibliche Tiere zur Fossilisation kamen, könnte eine angenommene 50%-Verteilung beider Geschlechter noch am ehesten bei der individuenreichsten Art auftreten, nämlich bei *Pt. kochi*.

Auffallend sind hier stark variierende Verhältnisse zwischen Schädel- und Halslänge, die um zwei Schwerpunkte gruppiert scheinen. Es kann eine langhalsig-kurzschädelige von einer kurzhalsig-langschädeligen Gruppe unterschieden werden.

Um Wachstumseinflüsse weitgehend auszuschalten, sollen nur die nicht mehr juvenilen Exemplare von *Pt. kochi* untersucht werden. Errechnet man bei diesen den Schädel-Hals-Längen-Index (SHL-Index) nach dem Schema

$$\frac{\text{Halslänge} \times 100}{\text{Schädellänge}}$$

dann erhält man folgende Verteilung:

Exemplar Nr.	Schädellänge (mm)	Halslänge (mm)	SHL-Index
12	57,5	36	62,7
15	71	45	63,5
16	73,5	50	68,0
17	74	56	75,7
19	83	55	66,2
20	83	60	72,2
21	83	60	72,2
22	83,5	64	76,8
23	84	53	63,1
24	84	64	76,3
25	84	64	76,3
26	87,5	65	74,3
27	93	69	74,2
28	113,5	100	88,0

Die SHL-Indices der einen Gruppe (Exemplare Nr. 12, 15, 16, 19 und 23) bewegen sich zwischen 62,7 und 68,0 um einen Mittelwert von 64,7.

Die SHL-Indices der anderen Gruppe (Exemplare Nr. 17, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 27 und 28) verteilen sich zwischen 72,2 und 88,0 um einen Mittelwert von 76,2.

Fünf langschädelig-kurzhalsigen Individuen stehen neun kurzschädelig-langhalsige gegenüber. Es liegt nahe, einen solchen Befund als Sexualdimorphismus zu interpretieren, der daraus aber allein nicht abzuleiten ist und somit aus Mangel an weiteren Anhaltspunkten Vermutung bleiben muß.

4. LEBENSWEISE

Die Beantwortung der Frage nach der Lebensweise der Pterodactyloidea kann hier nur die Deutung der vorhandenen Dokumente am Fossil selbst umfassen. Diese liefern uns einerseits die Skelettmorphologie, andererseits die erhaltenen Weichteilabdrücke.

4.1. Fortbewegung

Abdrücke einer Flughaut wurden erstmals von WINKLER (1874: 8) an einem jungen *Pterodactylus kochi* aus Schernfeld beobachtet und damit die bereits von CUVIER (1809) vertretene

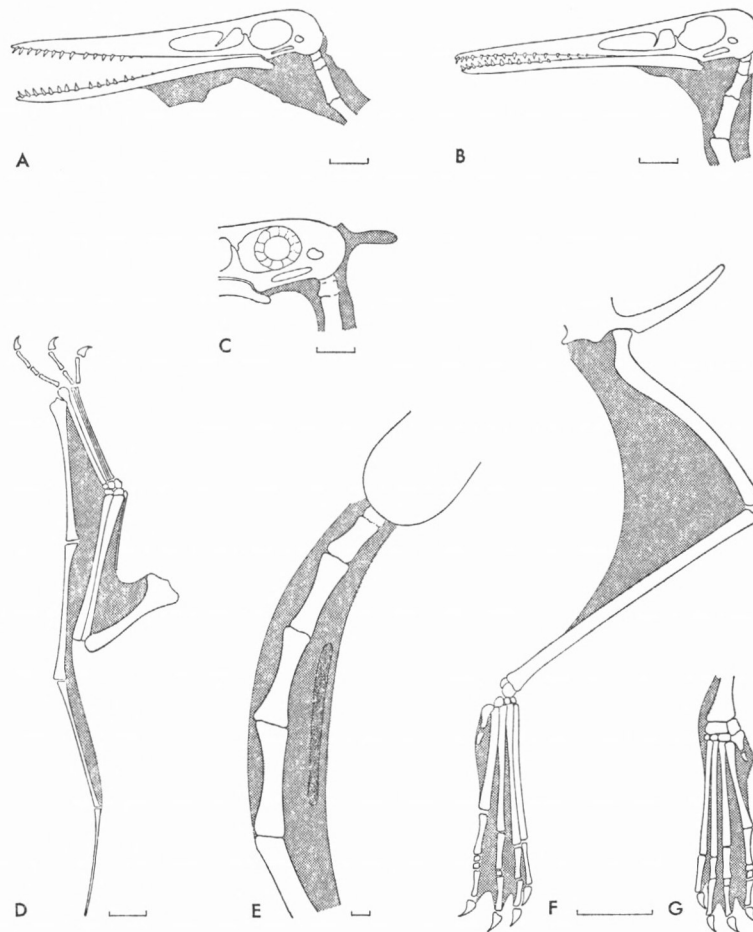


Abb. 23: Weichteileindrücke bei *Pterodactylus*. – A: *Pterodactylus kochi*, Kehlsack, Exemplar Nr. 25; B: *Pterodactylus kochi*, Kehlsack (?), Exemplar Nr. 21; C: *Pterodactylus kochi*, Hinterhauptslappen, Exemplar Nr. 21; D: *Pterodactylus kochi*, Flughaut (Propatagium, Chiropatagium), Exemplar Nr. 21; E: *Pterodactylus longicollum*, Hals mit Trachea, Exemplar Nr. 57; F: *Pterodactylus kochi*, Uropatagium, Schwimmhaut, Exemplar Nr. 21; G: *Pterodactylus kochi*, Schwimmhaut, Exemplar Nr. 25. – Vergleichsmaßstab = 10 mm.

Ansicht bestätigt, wonach der lange Finger bei *Pterodactylus* eine Flugmembran ausspannte.

Später wurden auch bei *Rhamphorhynchus* Flughautabdrücke gefunden (MARSH 1882; ZITTEL 1882; WANDERER 1908). Seither sind aber auch von *Pterodactylus* mehrere Exemplare mit Flughautresten bekannt geworden. (Exemplare Nr. 11, 21, 24). (vgl. Abb. 23)

Befestigt war diese Flughaut (Chiropatagium) einerseits am Arm und dem stark verlängerten 4. Finger, andererseits an der Körperflanke. Sie war durch schräg verlaufende, elastische Stützfasern verstärkt, konnte aber in ihrer Ruhelage zusammengefaltet werden. Die Stellen der stärksten Abknickung des Flugarmes befanden sich dabei zwischen Humerus und Unterarm sowie zwischen Metacarpus und der 1. Flugfingerphalange. Geringere Beweglichkeit bestand zwischen Unterarm und Metacarpus sowie zwischen der 1. und 2. Flugfingerphalange.

Eine weitere Flughaut war zwischen Humerus und Unterarm einerseits und dem Pteroid andererseits vorhanden. Dieses Propatagium reichte bis zum Halsansatz heran und wurde durch die Streckung von Ober- und Unterarm gespannt. Der Vorderrand war durch das dem Carpus entspringende, median gerichtete Pteroid verstärkt. Es ist kaum anzunehmen, daß dieses meist sehr zierliche Knochenstäbchen eine Spannfunktion ausüben konnte. Die Bezeichnung „Spannknochen“ für das Pteroid ist somit unzutreffend.

Flughautbildung erfolgte auch hinter dem Femur und zwar nach median zum Schwanzansatz, nach lateral zur Tibia hin. Dieses Uropatagium hatte wohl mehr eine Steuerfunktion beim Fliegen; es ließ offensichtlich den kurzen Schwanz ebenso wie die distale Hälfte der Tibia frei. So waren die Hinterbeine in ihrer Bewegungsfreiheit nicht allzusehr eingeengt. (Abb. 23 F)

Die früher bezweifelte Tatsache der Schwimmfähigkeit der Pterosaurier konnte zuerst BROILI (1927: 29) an einem *Rhamphorhynchus* durch den eindeutigen Nachweis einer Schwimmhaut zwischen den Zehen belegen. Kurz darauf wurden von DÖDERLEIN (1929b: 74) auch bei einem *Pterodactylus* (Nr. 25) Schwimmhautabdrücke am Hinterfuß beobachtet, ebenso von BROILI (1938: 139) an einem weiteren Exemplar (Nr. 21). (Abb. 23 F, G)

Die Pterodactyloidea konnten sich also auf das Wasser niederlassen, schwimmen und sich ebenso wieder aus dem Wasser zum Flug erheben. Diese Fähigkeit lassen die zahlreichen Rekonstruktionsversuche unnatürlich erscheinen, in denen die Flughaut wie bei den Fledermäusen an der Körperflanke hinab bis zu den Füßen inseriert. (HEILMANN 1916; SCHEFFEN 1926; SPILLMANN 1925)

Eine solche Anheftungsweise des Patagiums hätte die nötige Beweglichkeit der Hinterbeine beim Schwimmen und vor allem beim Auffliegen aus dem Wasser, das nur mit Unterstützung der Beine möglich erscheint, beeinträchtigt. Denn wer zieht, um mit WIMAN (1928: 365) zu sprechen, „beim Schwimmen einen langen Regenmantel an?“

Aber auch die Insertion des Chiropatagiums an den Femora, wie sie in den Rekonstruktionen von ABEL (1912; 1919) und WIMAN (1925) dargestellt wird, ist unwahrscheinlich und auch noch nie direkt beobachtet worden. Es wären dadurch ebenfalls die Hinterbeine beim Schwimmen behindert. Darüberhinaus konnten die Femora nicht soweit lateral abgespreizt werden wie die Flugarme, sondern nur lateral schräg nach unten. So wäre eine zu stark gewölbte Flughaut entstanden.

Die Acetabula des Beckens liegen bei allen untersuchten Exemplaren zwar lateral (nicht dorsal wie HOEPKE & KRAMER 1936: 61 annehmen), aber die Femora sind in der Regel im Bereich des Collum und Caput femoris gegen die Längsachse des Schaftes mit etwa 120–140° abgelenkt. In Normallage sind also die Oberschenkel in einem Winkel von 40–60° gegen die Horizontale nach unten gerichtet. Erst bei nach hinten gestreckten Beinen wäre somit eine ausreichende Spannung der Flughaut gewährleistet. Gleichzeitig würde aber das Uropatagium entspannt.

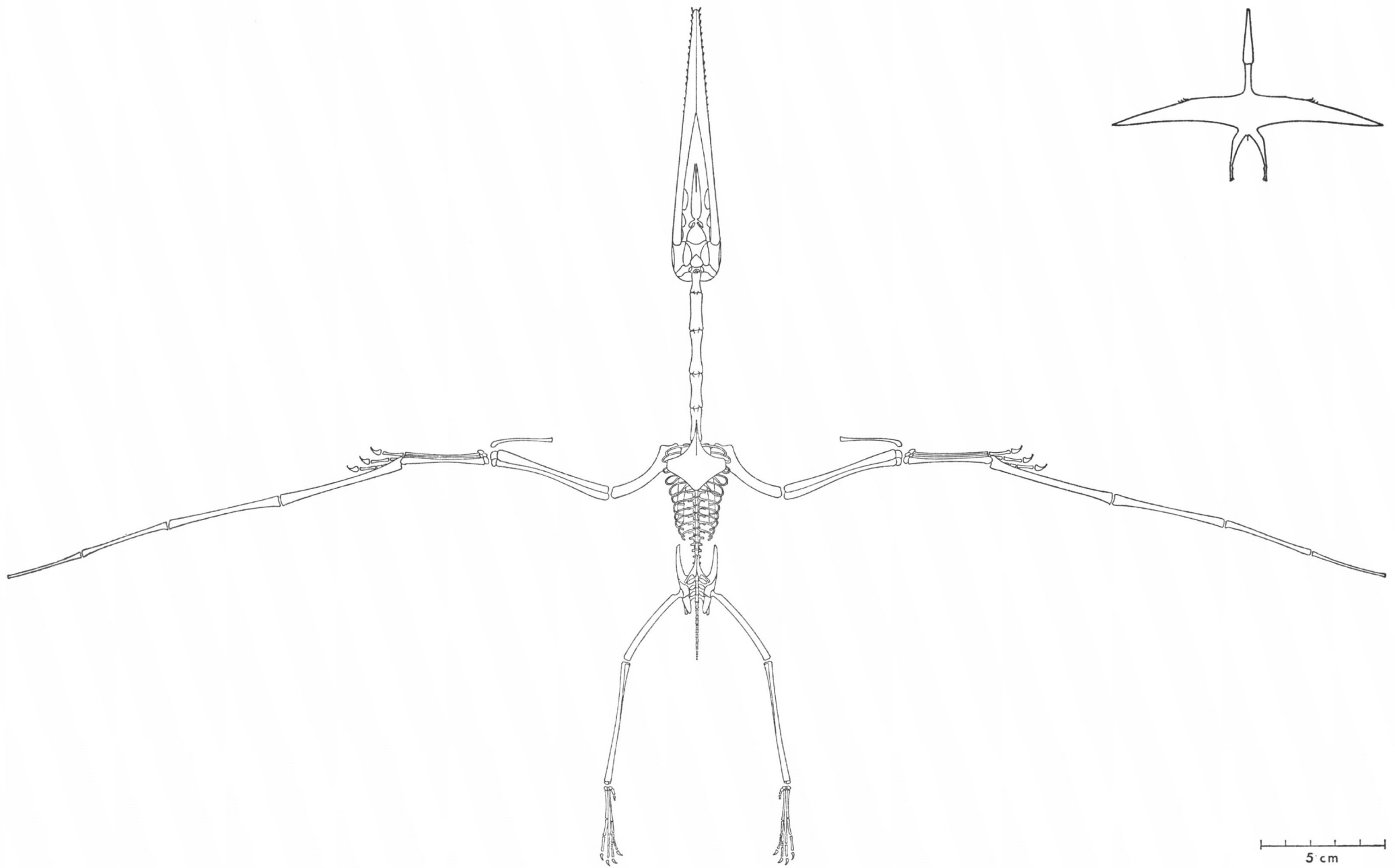


Abb. 24: *Pterodactylus antiquus* (SOEMM.) – Skelett-Rekonstruktion in Flugstellung von ventral; oben: Flugsilhouette. – nach Exemplar Nr. 4.

Viel wahrscheinlicher ist es, daß das Chiropatagium lediglich an Flugarm und Körperflanke angeheftet war und ausschließlich durch die Streckung der Vorderextremität gespannt wurde. Dabei sind die Hinterbeine relativ frei beweglich und können ihrerseits das Uropatagium spannen ohne zugleich das Chiropatagium zu entspannen. (Abb. 24)

Die Flügelform ist somit schmal und spitz zulaufend, jedenfalls anders als bei den Fledermäusen, mit denen die Pterodactyloidea im Flugverhalten meist verglichen wurden. (ABEL 1912: 15) Es ergibt sich vielmehr eine Flugsilhouette, die der der Vögel wesentlich ähnlicher ist.

Der unstete Flatterflug nach Fledermausart, scheint von *Pterodactylus* nicht ausgeführt worden zu sein. Interessant sind in diesem Zusammenhang die Untersuchungen von HOEPKE & KRAMER (1936: 54) über den Pterosaurierflug: Im Vergleich zu den Fledermäusen besitzen die Pterodactylen einen relativ zur Rumpflänge wesentlich kürzeren Ober- und Unterarm. Ihr Flugfinger ist dagegen länger als der längste Finger der Fledermäuse. Langer Humerus und ein Unterarm, der länger als der Rumpf ist, sind bei den Fledermäusen die bezeichnenden Flugarmproportionen für Hubflug, der wie bei den Vögeln differenziert werden kann.

Die Konstruktion des *Pterodactylus*-Flugarmes ist nach HOEPKE & KRAMER (1936: 54) deutlich davon verschieden und zeigt die Maße für Schwirrflug, wie sie ähnlich beim Mauersegler (*Apus apus*) vorliegen, wobei der anatomisch unterschiedliche Aufbau des Vogelflügels berücksichtigt ist.

Es ist jedoch kaum vorstellbar, daß der aus vier langen Phalangen zusammengesetzte *Pterodactylus*-Flugfinger einer mechanischen Beanspruchung, wie sie bei schnell aufeinanderfolgenden Flügelschlägen auftritt, gewachsen war. Zudem bot auch das relativ kleine Sternum, das keinen ausgeprägten Kiel besaß, nicht genügend Anheftungsfläche für eine starke Flugmuskulatur.

Ich möchte vielmehr annehmen, daß *Pterodactylus* ein aktiver Flieger war, der sich zwar durch Flügelschläge in der Luft halten mußte, der aber auch in der Lage war, kurzzeitig einen passiven Segelflug, wie er beim Herabschießen auf Beute oder beim Landeanflug nötig ist, durchzuführen. Im ganzen dürfte er ein gewandter Flieger gewesen sein. Das erforderte schon die Aufnahme-Art der Nahrung, die wohl aus dem Wasser im Fluge erhascht wurde.

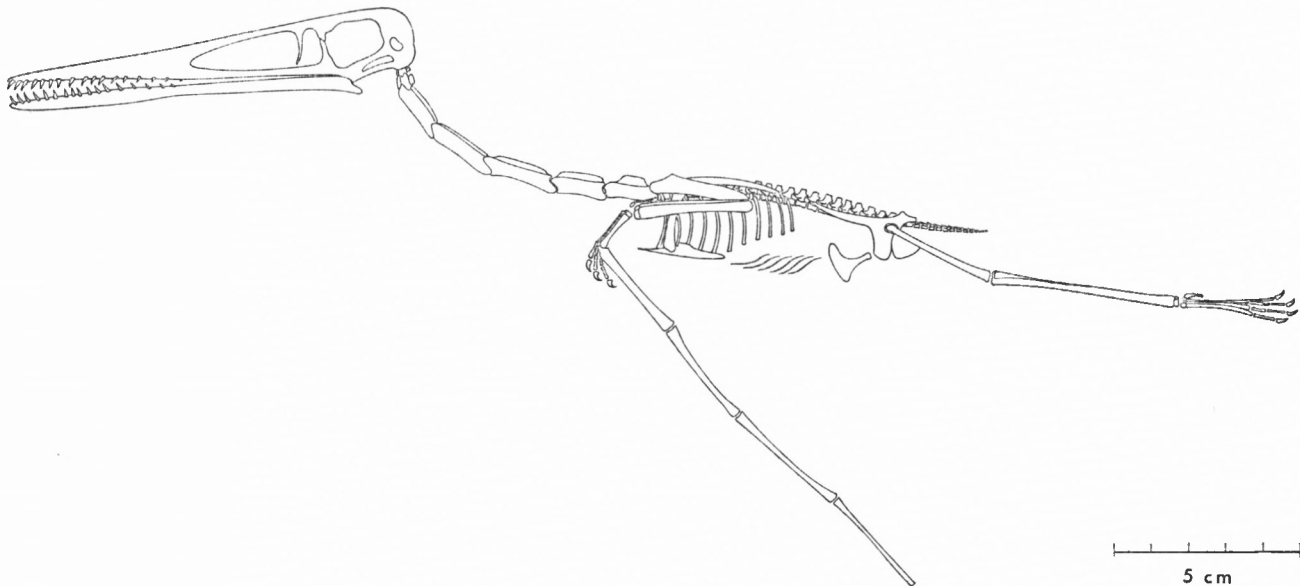


Abb. 25: *Pterodactylus antiquus* (SOEMM.). – Skelett-Rekonstruktion in Flugstellung von lateral; nach Exemplar Nr. 4.

Bei den weitaus meisten im Zusammenhang erhaltenen Pterodactyloideenskeletten setzt der Hals im rechten Winkel am Schädel an. Daß dies die Normalstellung war, beweist auch die ventrale Lage des Condylus occipitalis. Es mußte also auch im Fluge der Hals entsprechend gekrümmt werden, ja es konnte je nach Krümmungsgrad der Schwerpunkt verlagert und dadurch eine Steuerung beim Fluge ausgeübt werden. (Abb. 25)

Die Fortbewegung auf dem Lande dürfte weder biped noch quadruped möglich gewesen sein. Die Ausbildung von Krallen an den drei freien Fingern sowie an den vier ersten Zehen läßt eher an eine kletternde und hangelnde Fortbewegungsart an Felsvorsprüngen und Klippen denken.

Die Fingerkrallen sind regelmäßig kräftiger und stärker gekrümmt als die Zehenkrallen. Das macht es wahrscheinlich, daß die drei Fingerkrallen stärker beansprucht wurden und in der Ruhestellung das Körpergewicht zu tragen hatten, während die relativ kleinen Zehenkrallen nur eine zusätzliche Stütz- und Festhaltefunktion hatten.

Aus diesem Grunde halte ich es für wenig wahrscheinlich, daß die Pterodactyloidea sich nach Art der Fledermäuse an den Hinterbeinen aufhängten. (vgl. ABEL 1925: 114) Welchen Zweck hätten dann die starken Fingerkrallen erfüllt? Ein Abfliegen aus einer Hängelage an den Fingern bot, evtl. mit einem unterstützenden Abstoß durch die Hinterbeine, sicherlich keine Schwierigkeiten.

4.2. Körpertemperatur

Bereits früh wurde für die Pterosauria Warmblütigkeit angenommen und damit zugleich ihre Reptiliennatur angezweifelt.

Abgesehen von der Auffassung SOEMMERRING's (1812), daß *Pterodactylus* eine Fledermaus und somit ein Säugetier sei, forderte SEELEY (1870: 101) in Analogie zur Lebensweise der Vögel für die Pterosauria Idiothermie und spricht die Vermutung aus, daß die Körperbedeckung haarig wie bei den Fledermäusen gewesen sein müsse. Er zog daraus die Konsequenz, die Flugsaurier von den Reptilien abzutrennen und gleichberechtigt neben die Vögel zwischen Reptilien und Säugetiere einzureihen.

Auch HAECKEL (1895: 370) schließt aus den pneumatischen Foramina, wie sie allerdings nur bei den großen Kreideformen (*Pteranodon*) nachgewiesen sind, auf die Warmblütigkeit der Pterosaurier und nimmt daher ein Feder- oder Haarkleid an.

ARTHABER (1921: 42) glaubte dagegen nicht an einen Wärmeüberschuß, der so groß war, daß er bei nackter Haut ohne Haarkleid oberflächlich sofort abgegeben worden wäre.

WIMAN (1924: 123) verweist darauf, daß der Kraftaufwand beim Fluge einen großen Nahrungsbedarf und schnelle Verdauung zur Folge hatte und daß deshalb hohe Anforderungen an die Zirkulation und Respiration gestellt worden seien, die nur bei warmblütigen Tieren hätten erfüllt werden können. Daraus ergebe sich, daß die Flugsaurier keine Reptilien seien, sondern als eine den Vögeln gleichwertige Klasse zu gelten hätten.

Die Warmblütigkeit der Pterosaurier wurde auch von NOPCSA (1922: 180) im Hinblick auf die vogelähnliche Hirnform angenommen. Dagegen konnte EDINGER (1927: 111) feststellen, daß das Pterosauriergehirn sich vom Reptilgehirn zwar unterscheidet und vogelähnlich ist; sie hält es aber für zweifelhaft, ob „überhaupt die Gehirnform irgend etwas mit der Bluttemperatur zu tun hat.“

Es war deshalb eine bedeutsame Entdeckung, als BROILI (1927: 58) bei der Gattung *Rhamphorhynchus* durch die Beobachtung von Haaren den direkten Beweis für die Idiothermie der Flugsaurier erbrachte. Demnach hatten sie ein Haarkleid, „welches dem der Chiropteren nicht

unähnlich gewesen sein dürfte, bei dem abgesehen vom Körper auch auf der Schwinge besonders in der Nähe von Oberarm und Unterarm Haare sich finden können.“

Später konnte auch bei der Gattung *Pterodactylus*, ebenfalls durch BROILI (1938: 142) eine Haarbedeckung nachgewiesen werden. Aufgrund dieser Tatsache ist BROILI (1927: 61) jedoch nicht geneigt, die Pterosauria von den Reptilien abzutrennen. Er hält es sogar für „nicht unwahrscheinlich, daß andere Reptilien der Vorwelt, welche wir als nackthäutig bezeichnen, in Wirklichkeit Haare besaßen.“

Zuletzt wurde von O. KUHN (1967) das Haarkleid und die damit verbundene Warmblütigkeit der Pterosaurier zum Anlaß genommen, sie wieder als eigenständige Wirbeltierklasse zu führen.

Zweifellos sind die Pterosauria eine in sich geschlossene Wirbeltiergruppe, die sich von anderen deutlich abhebt. In der Tat sind die Warmblütigkeit und die vogelähnliche Gehirnform Merkmale, die mit dem üblichen Begriff Reptilia nicht zu vereinbaren sind, jedoch durch die spezifische Lebensweise funktionell bedingt sein müssen. Die Frage aber, ob die Pterosauria Reptilien sind oder nicht, hängt nicht zuletzt davon ab, wie man die Wirbeltierklasse Reptilia definieren soll.

Nach WATSON (1917: 171) ist es unmöglich, eine Definition der Klasse der Reptilien zu geben, die alle ihre Vertreter einschließt und sie gegen die übrigen Tetrapoden abgrenzt. Das Hauptmerkmal eines Reptils ist danach, daß es während seines ganzen Lebens auf dem trockenen Land leben kann, keine kiemenatmenden Larven hervorbringt und weder Vogel noch Säugetier ist. Reptilien legen beschalte Eier mit Ausnahme der ovoviviparen Formen (vgl. auch KUHN-SCHNYDER 1963: 80).

Nach dieser Charakterisierung müssen wir die Pterosaurier als Reptilien und zwar auf Grund ihrer Skelettmorphologie als Archosaurier betrachten.

4.3. Ernährung

Im Gegensatz zu einigen anderen Solnhofener Reptilien (*Compsognathus*, *Homoiosaurus*) sind bei den Flugsauriern bisher nie Reste des Mageninhaltes beobachtet worden. Diese Tatsache kann m.E. nicht mit der schnellen Verdauung in Zusammenhang gebracht werden. (vgl. BROILI 1927: 64) Dem widerspricht die zwangsläufig damit verbundene Annahme, daß die Pterosaurier einen großen Nahrungsbedarf hatten und folglich so viel fressen mußten, daß der Magen wohl selten ganz leer wurde.

Die Möglichkeit, daß die Pterodactyloidea deshalb nur Nahrung ohne Hartteile aufgenommen hätten, ist unwahrscheinlich. Vermutlich hängt das völlige Fehlen von Mageninhalten mit den Todesursachen (? Verhungern) oder mit dem postmortalen Geschehen zusammen.

An einem einzigen Pterodactyliden, „*Pterodactylus propinquus*“ WAGNER, scheinen Anhaltspunkte für die Art der Nahrung vorzuliegen: BROILI (1938: 145) beobachtete im Bereich des Kehlsackabdruckes einen 10 mm langen Flossenstachel, Fischwirbel und Fischflossenreste. Leider ist das Original Exemplar heute verloren. BROILI hielt diese Reste aber nicht für zufällig angeschwemmt, sondern für im Kehlsack zurückgebliebene Teile der Beute.

DÖDERLEIN (1929: 41) hatte schon früher bei einem *Rhamphorhynchus* auf einen möglicherweise ausgespienen Mageninhalt hingewiesen, der auf eine fisch- und crinoidenhaltige Nahrung hinweisen würde.

Betrachten wir die verschiedenartigen Gebißformen (Abb. 20) innerhalb der Pterodactyloidea, so wird ohne weiteres klar, daß diesen auch die Nahrung angepaßt sein mußte. Darüber-

hinaus ist es naheliegend, daß wir die Beutetiere der Flugsaurier in der mit ihnen überlieferten fossilen Solnhofener Fauna zu suchen haben.

Aus mehreren Weichteileindrücken wissen wir, daß die Pterodactyloidea kehlartige Hautbildungen besessen haben, in welche offensichtlich zunächst die Nahrung hineingewürgt und evtl. vorverdaut wurde. (Abb. 23 A, B) Mit den Zähnen konnte die Beute in keinem Fall zerkleinert werden. Mit Ausnahme der Ctenochasmatidae hatte das Gebiß der Pterodactyloidea nur eine Greif- und Festhaltefunktion.

Daraus ergibt sich, daß die Beutetiere jeweils nicht größer gewesen sein können, als es die Eingangsöffnung zum Kehlsack erlaubte. Sie entsprach etwa der Fläche, die die freien Unterkieferäste einschließen.

Geht man von der nicht unbegründeten Annahme aus, daß Pterodactylidae und Germanodactylidae sich vorwiegend von Fischen ernährten, so kommen für die kleineren Arten wie *Pt. elegans* und *Pt. micronyx*, aber auch für die Jungtiere der größeren Arten nur sehr kleine Fische in Betracht. Die kleinsten Exemplare von *Leptolepis* aus den Solnhofener Schichten, die sich in der Bayer. Staatssammlung in München fanden, sind 30 mm lang.

Da sogar diese kleinsten Fische für die sehr jungen Individuen zu groß gewesen sein müssen, ist anzunehmen, daß sie sich von kleineren marinen Organismen (*Saccocoma*?) ernährten.

Die großen Arten, wie „*Pterodactylus*“ *grandis*, der eine Flügelspannweite bis zu 2,5 m erreichte und wohl eine Schädelänge von 30–40 cm besaß, gingen wohl auch an größere Beutefische heran. Allerdings kennen wir den Schädel und damit das Gebiß dieser stattlichen Flugsaurier bis heute noch nicht.

Eine völlig andere Nahrung wie die Pterodactylidae und Germanodactylidae müssen die Ctenochasmatidae zu sich genommen haben. Sowohl bei *Ctenochasma* als auch bei *Gnathosaurus* ist ein Gebiß entwickelt, das großen mechanischen Beanspruchungen keinesfalls standhalten konnte. Ein Ergreifen und Festhalten von größeren Beutetieren war deshalb unmöglich. Das Gebiß diente nach Art eines Seih- und Reusenapparates dem Herausfiltern der Nahrung aus dem Wasser.

Die Ctenochasmatidae waren höchstwahrscheinlich Planktonophagen und Verzehrter kleiner aquatiler Lebewesen, während die Pterodactylidae und Germanodactylidae hauptsächlich Ichthyophagen gewesen sein dürften.

Für die Ansicht von ARTHABER (1921: 37) und WALTHER (1904: 182), daß die Pterosaurier auch insectivor waren, gibt es keine Anhaltspunkte.

Von den Pterodactylen nimmt ABEL (1919: 662) an, daß sie ähnlich wie die Wasserfledermäuse ihre Beute von der Oberfläche der Gewässer während des Fluges erhaschten.

Zweifelloso beherrschten die oberjurassischen Pterosaurier Solnhofens den Luftraum gegenüber den noch am Anfang ihrer Entwicklung stehenden Vögeln. Sehr wahrscheinlich besiedelten sie auch von diesen getrennte Lebensräume. Die Art der Nahrungsaufnahme aus dem Meer wies den Pterosauriern die Küsten, Riff- und Klippengebiete als Wohnplätze zu, von denen sie ihre nahegelegenen Fanggebiete aufsuchen konnten.

5. TODESURSACHEN

Auf welche Weise die aufgefundenen Pterodactyloidea den Tod fanden, läßt sich in den meisten Fällen nur vermuten. Aus der Seltenheit der Funde ist anzunehmen, daß die Tiere, die ja wohl die Strandgebiete in Scharen bevölkerten, in der Regel auf dem Lande zugrunde gingen und die Leichen nur in Ausnahmefällen ins Wasser gelangten. (vgl. S. 115)

Ob die Pterodactyloidea selbst zur Beute größerer räuberischer Tiere wurden, wissen wir nicht. Sicherlich sind sie aber Krankheiten, Parasiten, Naturkatastrophen und Verletzungen zum Opfer gefallen.

Es ist gut vorstellbar, daß Verletzungen an der Flughaut meistens zur Flugunfähigkeit führten und damit lebensbedrohend waren.

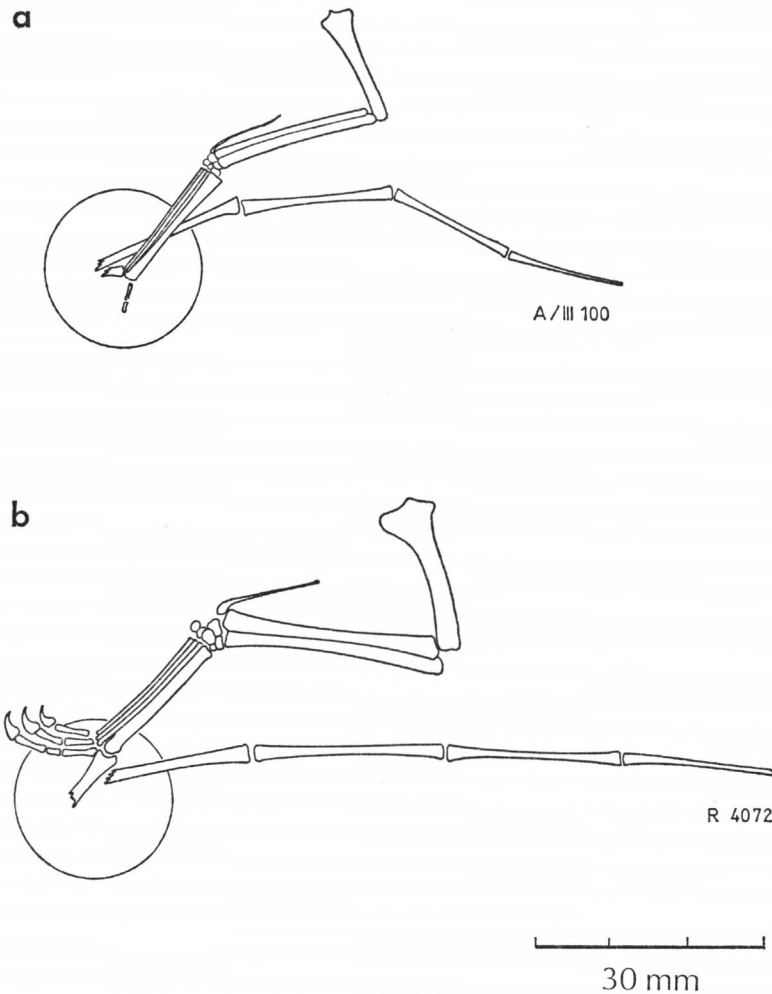


Abb. 26: Fraktur der 1. Flugfingerphalange als Todesursache. – a: *Pterodactylus elegans*, Exemplar Nr. 48, Eichstätt. – b: *Pterodactylus kochi*, Exemplar Nr. 12, Zandt. – natürliche Größe.

Daß neben ganzen Skeletten auch ungeordnete und dislozierte Knochenansammlungen vorkommen (Abb. 27), ist nicht die Folge äußerer Gewalteinwirkung, sondern muß auf postmortale, passive Lageverschiebungen unter Wasser zurückgeführt werden.

Nur bei zwei Exemplaren (Nr. 12; 48; Abb. 26) sind Knochenfrakturen zu beobachten, die zu Lebzeiten der Tiere entstanden sein müssen. Auffallenderweise liegt bei beiden Individuen ein Bruch der 1. Flugfingerphalange vor und zwar an der gleichen, ziemlich proximal gelegenen Stelle. Die Tiere sind also, aus welchen Gründen auch immer, verunglückt und brachen sich dabei den Flugfinger. Die dadurch mit Sicherheit verursachte Flugunfähigkeit verurteilte sie zum Hungertode.

Interessanterweise ist auch an einem Exemplar der Gattung *Rhamphorhynchus* (Orig. zu WANDERER 1908) ein praemortaler Bruch der 1. Flugfingerphalange zu beobachten.

6. DAS POSTMORTALE GESCHEHEN

Betrachtet man die Erhaltungszustände der Pterodactyloidea aus den süddeutschen Oberjura-Plattenkalken, so lassen sich 3 Typen unterscheiden:

Typ 1: Vollständige Skelette im natürlichen Verband der Einzelknochen

Typ 2: Skelette ohne natürlichen Verband der Einzelknochen

a: im losen, ungeordneten Zusammenhang

b: mit zerstreuten Skelett-Teilen

Typ 3: Isolierte Skelett-Teile

Es ist anzunehmen, daß lediglich bei Typ 3 Weichteile bereits primär bei der Einbettung fehlten. Die relativ seltene Überlieferung von Weichteileindrücken muß ihren Grund in unterschiedlichen sedimentologisch-fossildiagenetischen Bedingungen haben.

Bringt man diese 3 Erhaltungstypen, zwischen denen natürlich Übergänge vorhanden sind (Abb. 27), mit der systematischen Stellung in Beziehung, so fällt auf, daß vorwiegend die kleineren Arten, *Pterodactylus elegans*, *Pt. micronyx*, *Pt. kochi* und *Pt. antiquus* nach dem Typ 1 und 2, also in Form vollständiger Skelette vorliegen. Die größeren und sehr großen Arten, sind mit wenigen Ausnahmen nur nach Typ 3 erhalten.

Die meisten nach Typ 1 überlieferten Skelette zeichnen sich durch eine ganz charakteristische Fundlage aus: Der Hals ist zurückgekrümmt, manchmal so sehr, daß das Hinterhaupt über das Becken zu liegen kommt. Die Rumpfwirbelsäule bleibt relativ gestreckt. Die Humeri sind caudad gerichtet; sie schließen mit den Unterarmen einen spitzen Winkel ein. An diese schließt sich in einem stumpfen Knick der Metacarpus an. Der Flugfinger ist stets zurückgeschlagen, wobei vielfach noch zwischen 1. und 2. Phalange ein Knick auftreten kann. Die Hinterbeine sind seitlich oder nach hinten abgespreizt.

Diese Lage stimmt – unter der Berücksichtigung der anatomischen Verschiedenheiten – auffallend mit derjenigen von rezenten Vogelleichen überein, wie sie von SCHÄFER (1955: 21) beschrieben wurde. Besonders die postmortale Kontraktion der Halsmuskulatur ist als eine Folge von Austrocknung anzusehen und kann bei Wasserleichen nicht auftreten. Ebenso unterbleiben nach SCHÄFER (1962: 58) alle postmortalen Kontraktionen der Muskulatur bei Vogelleichen, die naß in die Strandsedimente getrieben und im feuchten Sand abgelagert werden.

Dagegen tritt auf trockenem Sand und gelegentlichem Sonnenschein bei Vogelleichen schnelle Mumifizierung ein. Bei nachträglicher Anfeuchtung und Überflutung bleiben indes die auf postmortale Muskelkontraktionen zurückzuführenden Verkrümmungen bestehen. (vgl. Abb. 27 A).

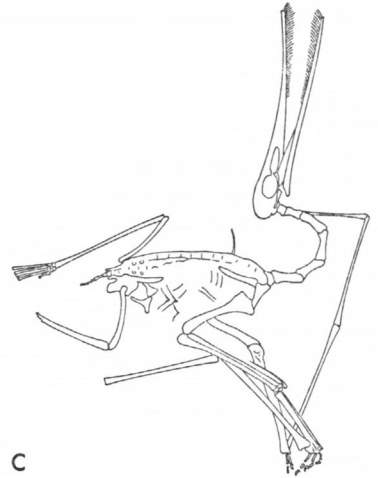
Eine weitere typische Erscheinung bei Vogelleichen besteht nach SCHÄFER (1955: 22) darin, daß beim Zurückkrümmen des Halses die Trachea von der Ventral- auf die Dorsalseite rutscht und hier meist trocknend fixiert wird. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang ein Exemplar (Nr. 57) von *Pt. longicollum* aus Schamhaupten (vgl. S. 58), innerhalb dessen durch Weichteileindruck markierten Halsumriß sich eine kalziterfüllte Röhre befindet, die auf der konkaven, dorsalen Seite des gekrümmten Halses liegt. Daß es sich hierbei um die Trachea handelt, ergibt sich aus der Analogie zu rezenten Vogelleichen. (Abb. 23 E)



A



B



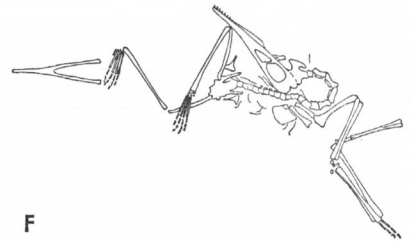
C



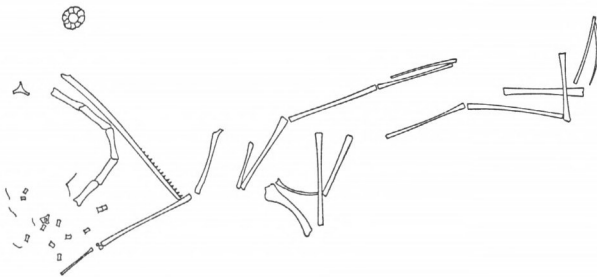
D



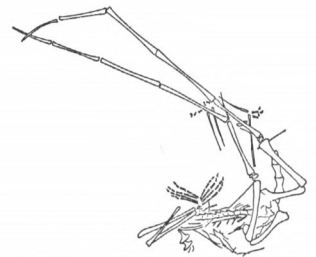
E



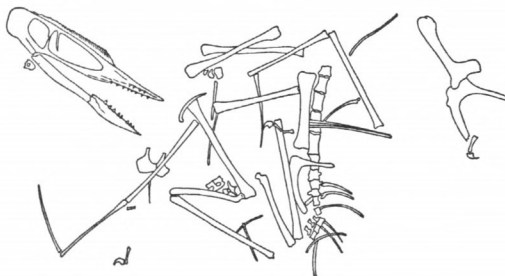
F



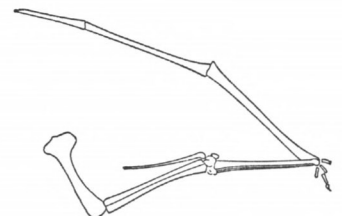
G



H



I



J

Bei der Ähnlichkeit im Habitus von Vögeln und Flugsauriern ist es erlaubt, die Erkenntnisse am postmortalen Geschehen bei rezenten Vögeln auf dasjenige der Flugsaurier zu übertragen:

Die nach Typ 1 mit zurückgekrümmtem Hals aufgefundenen Pterodactyloidea-Skelette stammen von Individuen, die an Land und zwar an einem trockenen Ort verendeten. Die Leichen unterlagen im warmen Klima der Oberjurazeit einer raschen Austrocknung und wurden schnell mumifiziert. Erst dann gelangten sie – wie auch immer – ins Wasser, wurden verdriftet und sanken ruhig auf die Sedimentationsebene nieder, ohne daß die durch Muskelkontraktionen verursachten Verkrümmungen sich zurückbilden konnten.

Nach SCHÄFER (1955: 8) driften Vogelleichen auf der Meeresoberfläche einige Wochen, ohne vorher untergetaucht zu sein. Wie lange mumifizierte Vogelleichen driften können ist offenbar nicht bekannt. Wir dürfen annehmen, daß der Auftrieb bei Flugsaurierleichen und -mumien geringer war als bei den Vögeln und sie rascher absanken. Die Langknochen waren zwar hohl aber nicht pneumatisch, außerdem fehlte das Federkleid.

In einem weiteren Punkt weicht der Befund am fossilen Material von der Beobachtung an rezenten Vogelleichen ab: SCHÄFER (1955: 8) konnte Einbettung von vollständigen Skeletten nur in Strandsedimenten, nicht aber am Meeresboden beobachten. Hier dürfen die besonderen Sedimentations- und Fossilisationsbedingungen der Solnhofener Plattenkalke ins Feld geführt werden. (vgl. BARTHEL 1964; JANICKE 1967)

MAYR (1967: 12) ist der Ansicht, daß das Berliner Exemplar des *Archaeopteryx*, aber auch manche Flugsaurier als Leichen zunächst einige Zeit auf dem Wasser drifteten und erst dann „entweder durch den Wind oder durch Ablaufen des Wassers aufs Trockene kamen.“ Danach erst hätte die Austrocknung eine Muskelkontraktion und Skelettverkrümmung bewirkt.

Nach MAYR wäre somit anzunehmen, daß die Tiere auf See starben oder unmittelbar nach dem Tod ins Wasser gelangten. Ich möchte aber, wiederum nach den Beobachtungen SCHÄFER's (1955: 21) an Vogelleichen, glauben, daß beim Treiben im Wasser Kopf und Hinterextremitäten nach unten hingen und diese Teile bald Verwesungserscheinungen aufwiesen. Daß danach eine Halsmuskelkontraktion noch stattfinden konnte, halte ich für unmöglich.

Schon BROILI (1936: 137) war der Ansicht, daß *Ctenochasma gracile* (Exemplar Nr. 65) an Land ausgetrocknet und in die „Lagune“ eingeschwemmt wurde. (Abb. 27C)

Alle früheren Ansichten über vermeintliche Lebensspuren von Flugsauriern (WINKLER 1886: Taf. 11–12) sind frühzeitig widerlegt worden. (ABEL 1927: 518). Es handelt sich in allen Fällen um *Mesolimulus*-Fährten. (vgl. MALZ 1964: 84)

Auch der Meinung WIMAN's (1936: 220), daß die Tiere an ihrer Einbettungsstelle verendeten, muß widersprochen werden. Bei keinem vollständigen Skelettexemplar konnten Spuren und Eindrücke beobachtet werden, die auf aktive oder auch passive Bewegungen hindeuten. Daher kann auch in den meisten Fällen keine Leichenverrückung auf der Sedimentfläche mehr stattgefunden haben – ein Hinweis auf das ruhige Aufsetzen des Kadavers, das nur unter entsprechender Wasserbedeckung denkbar ist.

Abb. 27: Verschiedene Erhaltungszustände oberjurassischer Pterodactyloidea. – A: Mumifizierte Vogelleiche, *Sterna hirundo*, rezent, Nordseeküste (aus: SCHÄFER 1955); – B: *Pterodactylus elegans*, Exemplar Nr. 46, Eichstätt; – C: *Ctenochasma gracile*, Exemplar Nr. 65, Wintershof; – D: *Pterodactylus micronyx*, Exemplar Nr. 30, Eichstätt; – E: *Pterodactylus kochi*, Exemplar Nr. 13, Solnhofen; – F: *Pterodactylus micronyx*, Exemplar Nr. 41, Solnhofen; – G: *Pterodactylus antiquus*, Exemplar Nr. 2, Solnhofen; – H: *Pterodactylus micronyx*, Exemplar Nr. 39, „Bayern“; – I: *Germanodactylus cristatus*, Exemplar Nr. 61, Eichstätt; – J: „*Pterodactylus*“ sp., Exemplar Nr. 78, Schernfeld. – Erhaltungszustand nach Typ 1: B, C; Typ 2a: D, E, F, H; Typ 2b: G, I; Typ 3: J.

Der Erhaltungstyp 2 sollte durch Skelette ohne natürlichen Verband der Einzelknochen charakterisiert sein. Durch längere Driftzeiten lockerte sich auch der Zusammenhalt mumifizierter Körper. Sank ein derartiges Skelett zu Boden, so ergaben sich Lagebeziehungen einzelner Skelett-Teile zueinander, die nicht mehr dem natürlichen Bild entsprachen. (Typ 2a: Abb. 27D, E, F, H)

Traten dann noch horizontale Wasserbewegungen auf, so konnte das Skelett, wenn es noch in irgendeiner Weise durch Weichteile und Bänder zusammengehalten wurde, zwar vollständig, aber zerstreut eingebettet werden. (Typ 2b: Abb. 27G, I)

Zum gleichen Endzustand dürften auch Wasserleichen gelangt sein, wobei aber eine baldige Einbettung gefordert werden muß. Durch Verwesung gingen in diesem Falle die Extremitäten, der Unterkiefer und auch der Schädel vorzeitig verloren. (vgl. WEIGELT 1927: 99; SCHÄFER 1955: 11) Ein Exemplar von *Pt. micronyx* aus Eichstätt zeigt diese Auflösungserscheinungen sehr deutlich: Die Extremitäten der rechten Körperseite sind verloren gegangen, der linke Flugarm ist aus seiner Gelenkung gelöst, der Unterkiefer liegt zurückgeklappt neben dem Schädel. (Abb. 27D; Taf. 5, Fig. 3)

Ob hier primär eine Mumie oder eine Wasserleiche vorgelegen hat, ist kaum zu entscheiden. Der leicht gekrümmte Hals läßt eher an eine primäre Austrocknung an Land denken.

Den eindeutigen Beweis, daß ein stark zerfallenes Skelett von einer an Land ausgetrockneten Leiche stammt und auch bei längerem Driften im Wasser die Zurückkrümmung des Halses irreversibel bleibt, liefert ein Exemplar (Nr. 2) von *Pt. antiquus* aus dem Solnhofener Gebiet. Obwohl das Skelett vollständig zerstreut liegt (Typ 2b), blieb die isolierte Halswirbelsäule im Zusammenhang und stark zurückgekrümmt. (Abb. 27G)

Von den großen Arten sind meistens nur Extremitätenreste, Unterkiefer oder isolierte Schädel gefunden worden. (Typ 3). Größere und damit schwerere Skelett-Teile werden bei im Wasser treibenden Flugsaurierleichen oder -mumien schon allein durch ihr Eigengewicht sich rascher vom Körper lösen. Dazu kommt die größere Angriffsfläche für mechanische Beanspruchungen jeder Art. Die sperrigen Körper großer Pterodactyliden – wir müssen mit einer Flügelspannweite bis zu 2,5 Metern rechnen – wurden wohl schon an Land und bei der Verfrachtung in das Wasser in Mitleidenschaft gezogen.

Das erklärt, warum z.B. bisher noch kein vollständiger „*Pterodactylus*“ *grandis* gefunden wurde und es ist unwahrscheinlich, daß in den Solnhofener Plattenkalken ein solches Skelett in Zukunft je gefunden wird.

7. VERTIKALE UND HORIZONTALE VERBREITUNG

Die Funde von Pterodactyloidea im süddeutschen Raum beschränken sich auf zwei Gebiete mit Plattenkalkvorkommen:

Nusplingen, 12 km nordöstlich Spaichingen, Württemberg, und das Altmühl-Gebiet zwischen Treuchtlingen im Westen und Kelheim im Osten, in Bayern.

Von Nusplingen auf der Schwäbischen Alb sind bisher nur zwei Exemplare bekannt geworden: *Pterodactylus suevicus* (Nr. 53) und *Pterodactylus longicollum* (Nr. 58); beide Arten konnten auch in den Plattenkalken der Altmühl-Alb nachgewiesen werden.

Die Fundpunkte der südlichen Frankenalb lieferten bis heute sicherlich mehr als 100 Exemplare. Außer den 76 in dieser Arbeit erfaßten Stücken dürfen noch viele in Privatsammlungen der ganzen Welt vermutet werden, die aus diesem Gebiet, das früher oft nur mit der Lokalität Solnhofen identifiziert wurde, stammen.

Es überrascht deshalb, daß aus dem Solnhofener Gebiet selbst, die Funde bisher spärlich waren.

In Abb. 28 ist die heutige Verbreitung von Untertithon in geschichteter Fazies im Bereich der Altmühl-Alb dargestellt. Es handelt sich um die Horizonte, die als Pterosaurierfundschiefer in Frage kommen. Die schraffierten Flächen umfassen nach v. FREYBERG (1968) den Malm Zeta 1–3 (Geisental-, Solnhofener- und Mörsheimer Schichten). Diese Abfolge ist nach BARTHEL (1964: 65) identisch mit der Zone des *Hybonoticerias hybonotum*, die er insgesamt als „Solnhofener Schichten“ bezeichnet. v. FREYBERG (1964) faßt diese 3 Schichtglieder (Malm Zeta 1–3) unter dem Begriff „Altmühl-Schichten“ zusammen.

Innerhalb dieses in Ost-West-Erstreckung 80 km langen und in Nord-Süd-Erstreckung im Mittel 20 km breiten Areals, sind bisher in fünf Bereichen Pterodactyloidea gefunden worden.

Es sind dies die „Wannen“ (zusammengefaßt bei v. FREYBERG 1968) von:

Langenaltheim-Solnhofen,

Schernfeld – Eichstätt

Zandt – Schamhaupten und

Kehlheim sowie das Vorkommen von

Daiting.

Selbst bei Berücksichtigung der unterschiedlichen Intensität im Abbau der Plattenkalke, läßt sich erkennen, daß bisher das Gebiet von Schernfeld – Eichstätt die meisten Pterodactyloidea geliefert hat. Werden nur die Exemplare mit gesicherter Herkunftsangabe zugrundegelegt, dann stammen 47 aus diesem Gebiet, dagegen nur 8 Exemplare von Solnhofen, 2 von Zandt und Schamhaupten, 2 von Kelheim und 4 aus Daiting. Mit Ausnahme von *Germanodactylus rhamphastinus* sind alle bekannten Arten in Eichstätt vertreten.

Stratigraphisch gelten die Nusplinger Schieferkalke als Malm Zeta 1 (nach GEYER & GWINNER 1964: 72), die Plattenkalke von Solnhofen, Eichstätt und Zandt als Malm Zeta 2 (nach v. FREYBERG 1968: Taf. 1) und die Plattenkalke von Daiting (nach FESEFELDT 1962) sowie die „Papierschiefer“ von Kelheim (nach v. FREYBERG 1968) als Malm Zeta 3.

Aus welchem Niveau innerhalb dieser Komplexe die einzelnen Stücke kommen, insbesondere ob sie in den unteren (Malm Zeta 2a) oder oberen (Malm Zeta 2b) Solnhofener Schichten enthalten waren, konnte bei keinem einzigen Exemplar ermittelt werden.

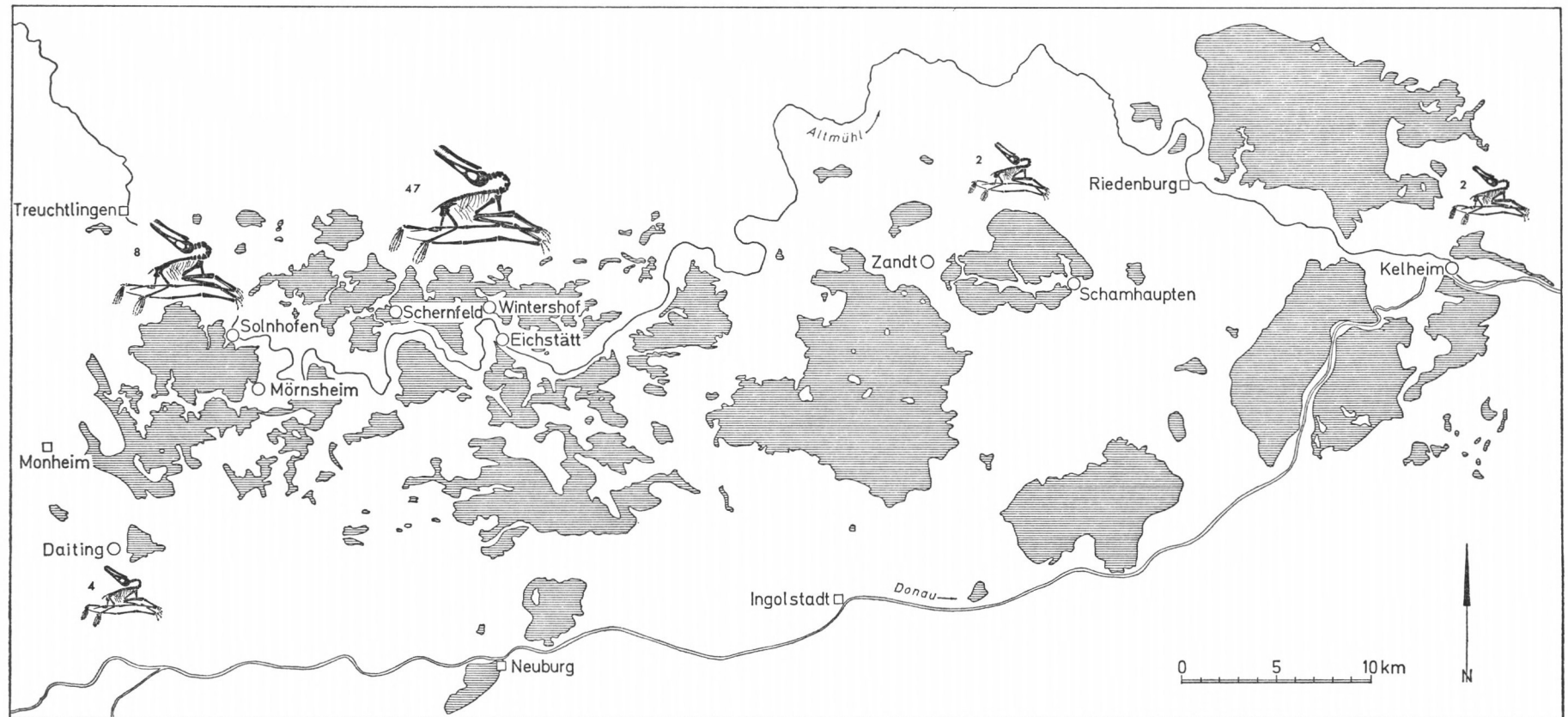


Abb. 28: Malm Zeta 1-3 (Altmühl-Schichten sensu v. FREYBERG 1964), Untertithon in geschichteter Fazies. Fundstellen von Pterodactyloidea im Bereich der Altmühl-Alb. Neben dem Hauptfundgebiet Schernfeld-Eichstätt (47 Exemplare) sind bisher von Langenaltheim-Solnhofen (8 Exemplare), Zandt-Schamhaupten (2 Exemplare), Kelheim (2 Exemplare) und Daiting (4 Exemplare) Pterodactyloidea bekannt geworden. Karte nach v. FREYBERG (1968).

Die stratigraphische Verteilung der Arten auf die einzelnen Schichtglieder ist folgende:

- Malm Zeta 1-2: *Pterodactylus suevicus*
Malm Zeta 1-3: *Pterodactylus longicollum*
Malm Zeta 2: *Pterodactylus antiquus*
Pterodactylus micronyx
Pterodactylus elegans
Germanodactylus cristatus
Ctenochasma gracile
Gnathosaurus subulatus
Malm Zeta 2-3: *Pterodactylus kochi*
„*Pterodactylus*“ *grandis*
Malm Zeta 3: *Germanodactylus rhamphastinus*

Die stratigraphische, regionale und zugleich quantitative Verteilung der süddeutschen Pterodactyloidea ergibt sich aus folgender Übersicht:

Malm	Zeta 1	Zeta 2			Zeta 3	
	Nuspl.	Solnh.	Eichst.	Zandt	Daiting	Kelheim
<i>Pt. antiquus</i>		2	3			
<i>Pt. kochi</i>		2	15	1		2
<i>Pt. micronyx</i>		2	9			
<i>Pt. elegans</i>			7			
<i>Pt. suevicus</i>	1		1			
<i>Pt. longicollum</i>	1		2	1	1	
<i>G. cristatus</i>			1			
<i>G. rhamphastinus</i>					2	
<i>Ct. gracile</i>		1	2			
<i>Gn. subulatus</i>		1	1			
„ <i>Pt.</i> “ <i>grandis</i>			5			

8. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

Die systematische Neubearbeitung der oberjurassischen Pterodactyloidea Süddeutschlands zeitigte eine Untergliederung in drei Familien:

Pterodactylidae mit der Gattung *Pterodactylus* und den Arten *antiquus*, *kochi*, *micronyx*, *elegans*, *suevicus* und *longicollum*,

Germanodactylidae mit der Gattung *Germanodactylus* und den Arten *cristatus* und *rhampbastinus*,

Ctenochasmatidae mit den Gattungen *Ctenochasma* und *Gnathosaurus*, die ihrerseits durch je eine Art. *Ct. gracile* und *Gn. subulatus* vertreten sind.

Nur vorbehaltlich zur Gattung *Pterodactylus* konnten die lediglich in Skelett-Teilen bekannten „Arten“ *grandis* und *grandipelvis* gestellt werden.

„*Pterodactylus*“ *crassipes* und *Anurognathus ammoni* wurden an die Rhamphorhynchoidea verwiesen, während *Belonochasma aenigmaticum* nicht zu den Pterosauria sondern zu den Pisces und höchstwahrscheinlich zu den Ganoiden gehört.

Von den 30 Pterodactylus-„Arten“, die zwischen 1812 und 1929 in die Literatur Eingang gefunden haben, bleiben demnach nur 11 gut unterscheidbare Arten bestehen, die sich auf drei Familien und vier Gattungen verteilen.

Die „Arten“ *Pt. dubius*, *longipes*, *medius* und *secundarius* konnten nicht mit Sicherheit bekannten Arten angeschlossen werden.

In der folgenden Liste sind alle bisher aufgestellten Artnamen von süddeutschen Oberjura-Pterodactyloidea in alphabetischer Reihenfolge und in der Nomenklatur der Erst-Autoren der Benennung in dieser Arbeit gegenübergestellt:

Erst-Autor	diese Arbeit
<i>Ornithocephalus antiquus</i> SOEEMMERRING, 1812	<i>Pterodactylus antiquus</i> (SOEEMMERRING, 1812)
<i>Ornithocephalus brevisrostris</i> SOEEMMERRING, 1817	<i>Pterodactylus</i> aff. <i>micronyx</i> H. v. MEYER, 1856; juvenil
<i>Pterodactylus cormoranus</i> DÖDERLEIN, 1929	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGNER, 1837)
<i>Pterodactylus crassipes</i> H. v. MEYER, 1857	<i>Scaphognathus</i> sp.
<i>Pterodactylus cristatus</i> WIMAN, 1925	<i>Germanodactylus cristatus</i> (WIMAN, 1925)
<i>Pterodactylus dubius</i> H. v. MEYER, 1843	? <i>Germanodactylus rhampbastinus</i> (WAGNER, 1851)
<i>Pterodactylus elegans</i> WAGNER, 1861	<i>Pterodactylus elegans</i> WAGNER, 1861
<i>Pterodactylus eurychirus</i> WAGNER, 1858	<i>Pterodactylus suevicus</i> QUENSTEDT, 1855
<i>Cynorhamphus fraasi</i> SEELEY, 1901	<i>Pterodactylus longicollum</i> H. v. MEYER, 1854
<i>Ornithocephalus giganteus</i> OKEN, 1819	„ <i>Pterodactylus</i> “ <i>grandis</i> CUVIER, 1824
<i>Ctenochasma gracile</i> OPPEL, 1862	<i>Ctenochasma gracile</i> OPPEL, 1862
<i>Pterodactylus grandipelvis</i> H. v. MEYER, 1859	Pterodactyloidea incertae sedis
<i>Pterodactylus grandis</i> CUVIER, 1824	„ <i>Pterodactylus</i> “ <i>grandis</i> CUVIER, 1824
<i>Ornithocephalus kochii</i> WAGNER, 1837	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGNER, 1837)
<i>Pterodactylus longicollum</i> H. v. MEYER, 1854	<i>Pterodactylus longicollum</i> H. v. MEYER, 1854
<i>Pterodactylus longirostris</i> CUVIER, 1819	<i>Pterodactylus antiquus</i> (SOEEMMERRING, 1812)
<i>Pterodactylus longipes</i> MÜNSTER, 1836	? <i>Pterodactylus longicollum</i> H. v. MEYER, 1854
<i>Pterodactylus medius</i> MÜNSTER, 1831	? <i>Germanodactylus rhampbastinus</i> (WAGNER, 1851)
<i>Pterodactylus meyeri</i> MÜNSTER, 1842	<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGNER, 1837); juvenil
<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. MEYER, 1856	<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. MEYER, 1856
<i>Pterodactylus propinquus</i> WAGNER, 1857	Pterodactyloidea incertae sedis

Pterodactylus pulchellus H. v. MEYER, 1861
Ornithocephalus redenbacheri WAGNER, 1851
Ornithocephalus rhampbastinus WAGNER, 1851
Pterodactylus scolopaciceps H. v. MEYER, 1850
Pterodactylus secundarius H. v. MEYER, 1843
Pterodactylus spectabilis H. v. MEYER, 1861
Gnathosaurus subulatus H. v. MEYER, 1834
Pterodactylus suevicus QUENSTEDT, 1855
Pterodactylus vulturinus WAGNER, 1857
Pterodactylus westmani WIMAN, 1925
Pterodactylus württembergicus QUENSTEDT, 1854

Pterodactylus micronyx H. v. MEYER, 1856
Pterodactylus micronyx H. v. MEYER, 1856
Germanodactylus rhampbastinus (WAGNER, 1851)
Pterodactylus kochi (WAGNER, 1837)
 ? „*Pterodactylus*“ *grandis* CUVIER, 1824
Pterodactylus antiquus (SOEMMERRING, 1812); juvenil
Gnathosaurus subulatus H. v. MEYER, 1834
Pterodactylus suevicus QUENSTEDT, 1855
Pterodactylus longicollum H. v. MEYER, 1854
Pterodactylus kochi (WAGNER, 1837)
Pterodactylus suevicus QUENSTEDT, 1855

Die ursprüngliche Fülle der Artnamen hatte zu einem Teil ihren Grund darin, daß die jugendlichen Individuen nicht als solche erkannt bzw. ihre Zuordnung zu bekannten Arten nicht abgeleitet wurde.

Um zu einer quantitativen Aussage über das individuelle Alter eines Tieres zu gelangen, sind zwei wachstumsabhängige Kriterien von Bedeutung:

1. der Schädel-Orbita-Längen-Index
2. der Verknöcherungsgrad des Fußskeletts

Die relative Orbita-Länge ist bei jugendlichen Tieren im Vergleich zur Gesamtlänge des Schädels sehr groß und nimmt im Laufe des Wachstums stetig ab. Der Grund liegt vor allem in einer Verlängerung der Schnauze während der Ontogenie.

Aus der Phalangenformel des Fußes kann auf das individuelle Alter geschlossen werden, da die Verknöcherung der sehr kleinen Phalangen, die in der 3. und 4. Zehe jeweils nach der 1. Phalange eingeschoben sind, relativ spät vonstatten geht. Die Phalangenformel weist deshalb eine Entwicklung während des Wachstums auf, deren juvenile Form 2.3.3.3.1 lautet und über die Stadien 2.3.3.4.1, 2.3.4.4.1 zur Formel der ausgewachsenen Individuen, 2.3.4.5.1, führt.

Für die systematische Stellung der als jung erkannten Individuen, d. h. für die Verknüpfung der juvenilen mit den adulten Exemplaren, sind nur wachstumsunabhängige Kriterien zu verwenden.

Hier kommt in erster Linie der Bezeichnungstyp in Frage, da er artspezifisch ist, außerdem die Sagitalcrista am Schädel und die Form der Sternalplatte.

Sind infolge mangelhafter Erhaltung diese wachstumsunabhängigen Merkmale der Beobachtung nicht zugänglich, können auch durch wachstumsallometrische Untersuchungen verschiedene Altersstadien einer Art als zusammengehörig erkannt werden.

Einem Bezugswert, der für die Körpergröße repräsentativ sein soll, nämlich der praecaudalen Rumpfwirbelsäule (PCRW), wurden nacheinander die Längenwerte von Schädel, Hals und Metacarpus zugeordnet. Dabei zeigte es sich, daß das allometrische Wachstum dieser drei Skelettabschnitte in der Jugend meist schneller oder langsamer, jedenfalls anders verläuft als bei älteren Tieren. Der Umschwung im allometrischen Wachstum fällt etwa mit dem Zeitpunkt zusammen, in dem die vollständige Verknöcherung des Fußskeletts erreicht ist.

Da für wachstumsallometrische Untersuchungen genügend Exemplare zur Verfügung stehen sollten, konnten nur die *Pterodactylus*-Arten *kochi*, *micronyx*, *elegans* und *antiquus* berücksichtigt werden.

Ein Sexualdimorphismus ließ sich nicht mit Sicherheit erkennen. Lediglich bei der individuenreichsten Art, *Pt. kochi*, können zwei Gruppen unterschieden werden, eine langschädelig-kurzhalsige und eine kurzschädelig-langhalsige, die als Vertreter von männlichen und weiblichen Tieren aufgefaßt werden könnten. Der Sagitalkamm am Schädel ist kein Geschlechtsmerkmal.

Im Hinblick auf die Lebensweise der Pterodactyloidea wurden die Möglichkeiten ihrer Fortbewegung diskutiert. Drei Flughäute waren vorhanden: Propatagium zwischen Pteroid, Unterarm und Humerus, Chiropatagium zwischen Flugarm und Körperflanke und das Uropatagium zwischen Tibia, Femur und dem Schwanzansatz. Die Hinterbeine mußten frei beweglich bleiben, damit ein Auffliegen der schwimmfähigen Tiere aus dem Wasser mit Unterstützung der Beine möglich war. Schwimmhäute konnten zwischen den vier langen, bekrallten Zehen ausgebreitet werden.

Die Flugleistungen der Pterodactyloidea waren die von geschickten, aktiven Fliegern, die sich durch Flügelschläge in der Luft halten mußten und zu kurzem, passiven Segelflug fähig waren.

Die Fortbewegung auf dem Lande war weder biped noch quadruped möglich. Die Hauptlast des Körpers trugen in der hängenden Ruhestellung, beim Klettern und Festkrallen an Felsvorsprüngen oder Klippen die drei kräftig bekrallten freien Finger.

Die Pterodactyloidea waren warmblütige Tiere mit einem fledermausartigen, kurzen Haarleid. Sie sind trotzdem zu den Reptilien und zwar zu den Archosauriern zu rechnen.

Pterodactylidae und Germanodactylidae waren im Hinblick auf ihre Ernährung Ichthyophagen. Sie erhaschten ihre Beute im Flug aus dem Meer und schleuderten sie in eine kehlartige Hautbildung zwischen Unterkiefer und Hals. Das Gebiß war nur zum Ergreifen und Festhalten, nicht aber zum Zerkleinern der Nahrung geeignet. Jungtiere und kleine Arten haben sich wohl nicht von Fischen, sondern von kleineren marinen Organismen ernährt.

Die Ctenochasmatidae waren Planktonophagen, die mit ihrem aus zahlreichen, langen Zähnen bestehendem Seih- und Reusengebiß die Nahrung aus dem Wasser herausfilterten.

Direkte Hinweise auf die Todesursachen liegen bei zwei Exemplaren vor. Bei ihnen sind Knochenfrakturen im Bereich der 1. Flugfingerphalange festzustellen, die zur Flugunfähigkeit und damit zum Hungertode der Tiere geführt haben.

Die Tiere verendeten an Land, wo sie meist durch Austrocknung im warmen Klima mumifiziert wurden. Erst als Mumien mit charakteristisch zurückgekrümmtem Hals gelangten sie ins Wasser, wo sie nach unterschiedlich langer Driftzeit ruhig auf die Sedimentebene niedersanken und eingebettet wurden. Von den großen Arten wie „*Pt. grandis*“ und *Gnathosaurus subulatus* liegen nur isolierte Skelett-Abschnitte vor. Infolge der Sperrigkeit der großen Körper und des Eigengewichtes der Extremitäten kam es zu einem vorzeitigen Zerfall der Leiche.

Es können mehrere Typen der Erhaltung unterschieden werden:

Typ 1: Vollständige Skelette im natürlichen Verband der Einzelknochen

Typ 2: Skelette ohne natürlichen Verband der Einzelknochen

2a: im losen, ungeordneten Zusammenhang

2b: mit zerstreuten Skelett-Teilen

Typ 3: Isolierte Skelett-Teile

Die beiden Fundgebiete von Oberjura-Pterodactyloiden sind Nusplingen (Württemberg) und das Altmühl-Gebiet (Bayern). Während von Nusplingen nur zwei Exemplare (*Pt. suevicus*, *Pt. longicollum*) bekannt geworden sind, wurden in Bayern wohl über 100 Funde geborgen.

Unter Berücksichtigung der gesicherten Fundortsangaben stammen 47 Exemplare aus der Schernfeld-Eichstätter Wanne, 8 aus der Langenaltheim-Solnhofener Wanne, 2 aus der Zandt-Schamhauptener Wanne, 2 aus der Kelheimer Wanne und 4 von Daiting.

Der Zeitraum ihres Auftretens umfaßt die Zone des *Hybonotoceras hybonotum* (OPPEL) im tieferen Untertithon. Dabei kommen von Nusplingen die ältesten Vertreter (Malm Zeta 1),

aus Kelheim und Daiting die jüngsten (Malm Zeta 3). Die Exemplare von den übrigen Fundstellen stammen aus den eigentlichen Solnhofener Schichten (Malm Zeta 2).

SUMMARY*

In southern Germany remains of Pterodactyloidea are restricted to the Lower Tithonian lithographic limestones (*Hybonotoceras hybonotum* ammonite zone). Two areas have provided pterodactyloid specimens: Nusplingen (Württemberg) and the Altmühl river region of Bavaria, including among others the important localities of Solnhofen, Eichstätt, Zandt, Daiting, and Kelheim.

Thirty pterodactyloid species have been recognized so far. This investigation results in reducing the number of well discernible species to eleven. These are included in the genera *Pterodactylus*, *Germanodactylus*, *Ctenochasma*, and *Gnathosaurus*.

The considerable number of species created by former authors is due to the erection of taxa for adolescent specimens. There are two means of distinguishing immature specimens from adult ones:

- 1) skull – orbita – length ratio
- 2) state of ossification of the foot skeleton

Orbita size is considerable in juvenile individuals but decrease with continued growth. Correspondingly ossification of the toes proceeds and the phalangeal formula changes from 2.3.3.3.1 over 2.3.3.4.1 and 2.3.4.4.1 to 2.3.4.5.1.

Systematic attribution of young specimens is independent from their growth stages and is accomplished by other features, preferably dental morphology.

Research on small pterodactyloids revealed that they include adults of small species (*Pterodactylus elegans*) as well as juvenile specimens of larger species (*Pterodactylus antiquus*, *Pt. kochi*, *Pt. micronyx*).

Allometric growth of skull, neck, and metacarpals permit to recognize ontogenetic growth stages in each species.

Sexual dimorphism is suspected in *Pterodactylus kochi* as this species includes individuals with long necks and short skulls and also specimens with short necks and elongate skulls.

Pterodactyloids were magnificently adapted to flight. Beside being able to pick their prey from the water surface in full flight they were capable of swimming also.

Their dentitions indicate that Pterodactylidae and Germanodactylidae must have fed on fishes, whereas the Ctenochasmatidae had been living on planktonic prey.

Complete skeletons show a preservation analogous to mummified birds in recent times. The backward twist of the neck seems to be indicative of death on dry land. Retrieval of pterodactyloid mummies by the sea did not change the recurvation of their necks.

* Die Übersetzung besorgte freundlicherweise Herr Priv.-Doz. Dr. K. W. BARTHEL.

9. REGISTER

Alle validen Namen der Art- und Gattungsgruppe sind kursiv gedruckt. Halbfette Seitenzahlen beziehen sich auf die Stelle der eingehenderen Behandlung des Taxons.

9.1. Erwähnte Genera

<i>Anurognathus</i>	86
<i>Apus</i>	109
<i>Archaeopteryx</i>	11, 117
<i>Belonochasma</i>	87
<i>Compsognathus</i>	111
<i>Crocodylus</i>	75
<i>Ctenochasma</i>	54, 71, 76, 79, 80, 87, 112
<i>Cycnorhamphus</i>	15, 56, 62
<i>Diopecephalus</i>	15, 61, 62, 70
<i>Dsungaripterus</i>	63, 64
<i>Galeopithecus</i>	8
<i>Gavialis</i>	74
<i>Germanodactylus</i>	35, 61, 63, 70, 83, 96, 104
<i>Gnathosaurus</i>	74, 79, 80, 85, 96, 104, 112
<i>Homoeosaurus</i>	111
<i>Hybonoticeras</i>	119
<i>Leptolepis</i>	112
<i>Macrotrachelus</i>	15
<i>Mesolimulus</i>	117
<i>Nyctosaurus</i>	65, 80
<i>Ornithocephalus</i>	8, 15
<i>Ornithopterus</i>	15
<i>Ptenodracon</i>	15, 47
<i>Pteranodon</i>	21, 65, 110
<i>Pterodactylus</i>	8, 9, 10, 15, 34, 41, 47, 56, 61, 62, 69, 80, 92, 104, 107, 109, 110, 111
<i>Pteropus</i>	8
<i>Pterotherium</i>	15
<i>Rhamphorhynchus</i>	9, 10, 41, 82, 86, 107, 110, 111, 114
<i>Saccocoma</i>	112
<i>Scaphognathus</i>	86
<i>Sterna</i>	116

9.2. Erwähnte Species

<i>aenigmaticum</i> , <i>Belonochasma</i>	86
<i>ammoni</i> , <i>Anurognathus</i>	86

<i>antiquus</i> , <i>Pterodactylus</i>	8, 9, 10, 15 , 23, 34, 48, 53, 62, 92, 94, 96, 100, 102, 103, 115, 118, 121
<i>apus</i> , <i>Apus</i>	109
<i>brevirostris</i> , <i>Ornithocephalus</i>	8, 9, 33, 36, 46 , 47, 54, 88, 92, 103
<i>cormoranus</i> , <i>Pterodactylus</i>	24, 35
<i>crassipes</i> , <i>Pterodactylus</i>	85
<i>crassirostris</i> , <i>Scaphognathus</i>	86
<i>cristatus</i> , <i>Germanodactylus</i>	35, 63, 64 , 66, 67, 68, 70, 83, 85, 121
<i>dubius</i> , <i>Pterodactylus</i>	70, 71
<i>elegans</i> , <i>Pterodactylus</i>	22, 24, 33, 34, 35, 37, 39, 46, 47, 48 , 52, 53, 54, 55, 90, 92, 94, 95, 98, 102, 103, 112, 113, 115, 121
<i>eurychirus</i> , <i>Pterodactylus</i>	56, 83
<i>fraasi</i> , <i>Cynorhamphus</i>	62
<i>gemmingi</i> , <i>Rhamphorhynchus</i>	9
<i>gracile</i> , <i>Ctenochasma</i>	11, 71 , 74, 76, 117, 121
<i>gracilis</i> , <i>Nyctosaurus</i>	41, 69
<i>grandipelvis</i> , „ <i>Pterodactylus</i> “	82 , 83
<i>grandis</i> , „ <i>Pterodactylus</i> “	9, 81 , 82, 83, 85, 112, 118, 121
<i>grandis</i> , <i>Rhamphorhynchus</i>	81, 82
<i>hirundo</i> , <i>Sterna</i>	116
<i>hybonotum</i> , <i>Hybonoticerus</i>	119
<i>kochi</i> , <i>Pterodactylus</i>	9, 16, 19, 22 , 33, 34, 35, 36, 47, 48, 54, 55, 61, 62, 64, 70, 72, 92, 94, 95, 98, 99, 102, 103, 104, 106, 113, 115, 121
<i>lavateri</i> , <i>Pterodactylus</i>	9
<i>longicaudus</i> , <i>Pterodactylus</i>	9
<i>longicollis</i> , <i>Pterodactylus</i>	57
<i>longicollum</i> , <i>Pterodactylus</i>	56 , 61, 62, 63, 70, 82, 83, 85, 96, 115, 119, 121
<i>longipes</i> , <i>Pterodactylus</i>	57, 63
<i>longirostris</i> , <i>Pterodactylus</i>	15, 22, 34, 39, 45, 103
<i>medius</i> , <i>Pterodactylus</i>	9, 70, 71
<i>meyeri</i> , <i>Pterodactylus</i>	24, 33 , 47, 88, 103
<i>micronyx</i> , <i>Pterodactylus</i>	22, 23, 33, 35 , 39, 45, 46, 47, 48, 54, 94, 95, 96, 98, 99, 101, 102, 103, 112, 115, 118, 121
<i>multidens</i> , <i>Crocodylus</i>	75
<i>priscus</i> , <i>Gavialis</i>	74
<i>propinquus</i> , <i>Pterodactylus</i>	70, 111
<i>pulchellus</i> , <i>Pterodactylus</i>	45 , 54, 103
<i>redenbacheri</i> , <i>Ornithocephalus</i>	36
<i>rhamphastinus</i> , <i>Germanodactylus</i>	58, 61, 62, 65, 66 , 67, 70, 71, 83, 85, 98, 119, 121
<i>roemeri</i> , <i>Ctenochasma</i>	71
<i>scolopaciceps</i> , <i>Pterodactylus</i>	24, 33, 34, 35, 88, 92
<i>secundarius</i> , <i>Pterodactylus</i>	80, 81, 82
<i>spectabilis</i> , <i>Pterodactylus</i>	16, 21 , 22, 53, 103
<i>subulatus</i> , <i>Gnathosaurus</i>	11, 74 , 75, 76, 121
<i>suevicus</i> , <i>Pterodactylus</i>	34, 47, 55 , 56, 62, 83, 85, 119, 121
<i>vulturinus</i> , <i>Pterodactylus</i>	62, 63
<i>westmani</i> , <i>Pterodactylus</i>	22, 24, 35, 92
<i>württembergicus</i> , <i>Pterodactylus</i>	56

10. ÜBERSICHTSTABELLE

Alle dieser Arbeit zugrunde liegenden Pterodactyloideen-Exemplare werden unter ihrer laufenden Nummer, die auch im Text Verwendung findet, hier aufgeführt. Innerhalb der einzelnen Arten sind die Individuen nach der Schädellänge geordnet, so daß die Reihe jeweils mit den Jugendexemplaren beginnt.

Original, Belegstück: Es erscheint nur derjenige Autor, der das Stück als erster unter dem Namen in der nächsten Spalte beschrieben oder abgebildet hat.

Fundort: Die nicht gesicherten Fundorte sind in Anführungsstriche gesetzt. Meist handelt es sich um die Ortsangabe „Solnhofen“, die entweder nicht nachgeprüft werden konnte, oder aber die Beschaffenheit des Gesteins ließ die angegebene Herkunft zweifelhaft erscheinen.

Aufbewahrung: Die in Klammern hinter den Ortsnamen gesetzten Abkürzungen stehen für folgende Museen und Sammlungen:

AC	Augustana College, Rock Island, Illinois, USA
AM	American Museum of Natural History, New York, USA
BM	British Museum (Natural History), London, England
BSt	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München
CM	Carnegie Museum, Pittsburgh, Penn., USA
ES	Sammlung Eduard Schöpl, Obereichstätt
GIE	Geologisches Institut der Universität Erlangen
HM	Institut für Paläontologie und Museum der Humboldt-Universität, Berlin
MBH	Museum Bergér, Harthof bei Eichstätt
MCZ	Museum of Comparative Zoology Harvard University, Cambridge, Mass., USA
MM	Museum Friedrich Müller, Solnhofen (jetzt Gemeinde)
MT	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen
NM	Naturhistorisches Museum Wien
PIU	Paläontologisches Institut der Universität Uppsala, Schweden
PMZ	Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Schweiz
PTH	Philosophisch-Theologische Hochschule, Eichstätt
RM	Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden, Holland
SM	Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a.M.
SMS	Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg
TM	Teyler-Museum, Haarlem, Holland
UB	Katedra geologie a paleontologie der Universität Brunn, CSSR

Längen-Maße: Die Maßangaben verstehen sich in Millimeter. Sie wurden wenn irgend möglich den Originalstücken, in Einzelfällen einem Abguß oder einer Photographie, sonst der Literatur entnommen. (siehe Spalte: „Maße nach:“)

Erhaltung nach Typ: Die Zahlen beziehen sich auf die Einteilung der Erhaltungszustände auf S. 115.

Exemplar	Original, Belegstück	Bezeichnung durch den 1. Autor	Fundort	Aufbewahrung	Inventar-Nr.	Längen-Maße: (in mm)								1.	2. Phalange de	3. Flugfingers	4.	Flugfinger	Femur	Tibia	Fußphalangen Formel	ontogenetisches Stadium	Maße nach	Erhaltung nach Typ
						Schädel	Unterkiefer	Hals	PCRW	Humerus	Radius	Metacarpale IV												
<i>Pterodactylus antiquus</i> (SOEMMERRING)																								
1	H. v. MEYER 1861 (S. 1, Taf. 1)	<i>Pterodactylus spectabilis</i>	Eichstätt	Haarlem (TM)	10 341	44	34,7	29,5	24,5	15	19,5	14,3	19,2	17,9	16,2	15	68,3	15,4	19,2	2. 3. 3. 3. 1	juvenil	Original	1	
2	diese Arbeit (S. 20, Taf. 4, Fig. 3–5	—	Solnhofen	München (B St)	1968 I 95	—	76	70	—	29,5	41,5	31,5	44	40,5	38	30	152,5	31	44	—	adult	Original	2 b	
3	H. v. MEYER 1859 (S. 29, Taf. 2, Fig. 2–4)	<i>Pterodactylus longirostris</i>	Eichstätt	Berlin (HM)	—	—	83	—	—	30,5	45	30	48,5	41	37	30,5	157	33	46,5	—	adult	H. v. MEYER 1859	1	
4	SOEMMERRING 1812 (S. 89, Taf. 5-7)	<i>Ornithocephalus antiquus</i>	Eichstätt	München (B St)	AS I 739	108	92	80	63	31,5	47	35	48,5	44,2	37	28,5	158,2	34,7	48,3	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
5	HOFKER 1921 (S. 344, Taf. 1–2)	<i>Pterodactylus longirostris</i>	Solnhofen	Leiden (RM)	St. 18 184	140 (rek)	—	—	90	43,7	60	44	58	57,5	50,5	39	205	45	59	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
<i>Pterodactylus kochi</i> (WAGNER)																								
6	diese Arbeit (S. 25, Abb. 5, Taf. 4, Fig. 2)	—	Schernfeld	München (B St)	1967 I 276	23,0	15,5	16	20	12,3	15,5	10,5	14,6	12,5	13,2	12,5	52,8	11	13,3	2. 3. 3. 3. 1	juvenil	Original	1	
7	WINKLER 1874 (S. 1, 2 Abb.)	<i>Pterodactylus kochi</i>	Schernfeld	Haarlem (TM)	13 105	25	18,2	15	23	12,8	15,7	10,2	14,8	14,3	13,2	10,5	52,8	10	13,6	2. 3. 3. 4. 1	juvenil	Original	1	
8	H. v. MEYER 1842 (S. 24, Taf. 7, Fig. 2)	<i>Pterodactylus meyeri</i>	Kelheim	London (BM)	42 736	25,5	—	17	21	12	14,5	10,5	13,5	13	11,5	—	—	10	—	—	juvenil	Abguß	1	
9	diese Arbeit (S. 27, Abb. 6, Taf. 6, Fig. 2–3)	—	Workerszell	Eichstätt (PTH)	29. III. 1950	25,7	18,7	16	28	14	17,0	12,5	16,5	15,5	14,1	13,3	59,4	11,8	15,5	2. 3. 4. 4. 1	juvenil	Original	1	
10	EDINGER 1941 (S. 665, Taf. 1)	<i>Pterodactylus elegans</i>	„Solnhofen“	Cambridge, USA (MCZ)	1503	35	26,5	27	30	15,5	18,5	13	18	17,5	16	13,5	65	13,5	17	2. 3. 4. ? 5. 1	juvenil	EDINGER 1941 (Taf. 1)	1	
11	BROILI 1925 (S. 23, Taf. 1–3)	<i>Pterodactylus elegans</i>	Eichstätt	München (B St)	1924 V 1	38	27	21	27	14,5	19	13	17,2	16,8	16,5	10	60,5	13	16,4	2. 3. ? 3. ? 3. 1	juvenil	Original	1	
12	v. HUENE 1951 (S. 1, Taf. 1–2)	<i>Pterodactylus kochi</i>	Zandt	Frankfurt (S M)	R 4072	57,5	46	36	42	21,3	28,9	20	27	25,8	23,3	19	95,2	21,5	28	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
13	ZITTEL 1882 (S. 64, Taf. 13, Fig. 1)	<i>Pterodactylus kochi</i>	„Solnhofen“	München (B St)	1878 VI 1	68	53,7	—	—	25,6	36,5	27	34,6	32,3	27,0	—	—	—	36	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	2a	
14	ZITTEL 1882 (S. 69)	<i>Pterodactylus scolopaceps</i>	Eichstätt	Berlin (HM)	—	70	57	—	—	25	32	22,5	30	29	27	23	109	23	32	—	adult	ZITTEL 1882	1	
15	H. v. MEYER 1859 (S. 33, Taf. 1, Fig. 2)	<i>Pterodactylus scolopaceps</i>	Eichstätt	München (B St)	AS V 29	71	58	45	50	23	32	23	31,0	29,0	26	21,5	107,5	22	32	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
16	diese Arbeit (S. 31)	—	Wintershof	Eichstätt (PTH)	1962. 148	73,5	60,5	50	53	24	30,5	25	32,5	31,5	27,8	23,2	115	24	34	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
17	diese Arbeit (S. 24)	—	„Solnhofen“	Solnhofen (MM)	—	74	60,5	56	57	26	36,5	28	34	32,5	27	25,5	119	26,8	34	—	adult	Original	1	
18	ZITTEL 1882 (S. 66)	<i>Pterodactylus kochi</i>	Eichstätt	verloren	—	80	—	—	—	29	38	28	40	35,5	31,5	—	—	25	39	—	adult	ZITTEL 1882	—	
19	diese Arbeit (S. 24)	—	Obereichstätt	Obereichstätt (ES)	—	83	66	55	55	26,5	40	27	35	34,3	31,8	26	127,1	29	38,9	—	adult	Original	1	
20	ABEL 1925 (S. 1, Fig. 1–4)	<i>Pterodactylus antiquus</i>	Solnhofen	New Jork (AM)	1942	83	67,5	60	57	31	39	29	39	35,5	33,5	27	135	28,5	39,5	2. 3. 4. 5. 1	adult	ABEL 1925, Abguß	1	
21	BROILI 1938 (S. 139, Taf. 1–3)	<i>Pterodactylus scolopaceps</i>	Eichstätt	München (B St)	1937 I 18	83	65	60	63	29	39	27,5	38,5	36,5	32,5	27	134,5	28,5	38,5	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
22	v. HUENE 1951 (S. 5, Taf. 3)	<i>Pterodactylus antiquus</i>	Eichstätt	Frankfurt (SM)	R 4074	83,5	68,5	64	63	29	38	27	38	37	34	26	135	30	38,6	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
23	{ WAGNER 1837 (S. 165, 1 Taf.) H. v. MEYER 1859 (S. 35, Taf. 3, Fig. 1)	{ <i>Ornithocephalus kochii</i> <i>Pterodactylus kochi</i> }	Kelheim	{ Frankfurt (SM) München (B St)	{ R 404 (Gegenplatte) AS XIX 3 (Platte) }	84	67	53	60	28,5	41,5	30,5	40,0	36,4	31,4	25,7	133,5	30,3	41,7	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
24	WIMAN 1925 (S. 26, Taf. 1)	<i>Pterodactylus westmani</i>	Mörnsheim	Upsala (PIU)	—	84	69	64	69	30	43	30	41	39	34,5	—	—	32,5	42	2. 3. 4. 5. ? 2	adult	WIMAN 1925, Abguß	1	
25	DÖDERLEIN 1929 (S. 65, Taf. 3)	<i>Pterodactylus cormoranus</i>	Eichstätt	München (B St)	1929 I 18	84	70	64	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	(?) 1	
26	HÖLDER & STEINHORST 1964 (S. 98, Abb. 110)	<i>Pterodactylus</i>	Eichstätt	Eichstätt (PTH)	—	87,5	71	65	65	31,7	42,5	31,8	43	41,5	36,5	29	150,0	32	44	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
27	diese Arbeit (S. 25)	—	Schernfeld	{ Rock Island Ill. (AC) Solnhofen (MM)	{ — — }	93	78	69	67,5	32,5	41,5	34,5	44,5	41	35	29	149,5	32	45	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	
28	diese Arbeit (S. 32, Taf. 5, Fig. 1–2)	—	Eichstätt	München (B St)	1883 XVI 1	113,5	92,5	100	81	41	52	43,5	56	53	41	35	185	43,5	55	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1	

Exemplar	Original, Belegstück	Bezeichnung durch den 1. Autor	Fundort	Aufbewahrung	Inventar-Nr.	Längenmaße:							1.	2.	3.	4.	Flugfinger	Femur	Tibia	Fußphalangen Formel	ontogenetisches Stadium	Maße nach	Erhaltung nach Typ
						Schädel	Unterkiefer	Hals	PCRW	Humerus	Radius	Metacarpale IV											
<i>Pterodactylus micronyx</i> H. v. MEYER																							
29 (?)	SOEMMERRING 1817 (S. 89, 2 Taf.)	<i>Ornithocephalus brevirostris</i>	Wintershof	München (BSt)		26	16	16,5	30	—	19	17	23,2	20	15	—	—	15	18,0	2. 3. 3. 3. 1	juvenil	Original	2a
30	diese Arbeit (S. 39, Abb. 8, Taf. 5, Fig. 3–4)	—	Eichstätt	München (B St)	1936 I 50	25,5	19	19	28	15	18,8	16,1	21,8	16	13,7	13,9	65,4	14	17,6	2. 3. 3. 3. 1	juvenil	Original	2a
31	diese Arbeit (S. 39, Taf. 7, Fig. 3)	—	Workerszell	Eichstätt (PTH)	1957. 52	26,5	18,5	16	26	14,5	17,5	14	17,7	16,4	15,5	14,5	64,1	12,2	16,5	2. 3. ? 4. ? 5. 1	juvenil	Original	1
32	diese Arbeit (S. 43, Abb. 9. Taf. 7, Fig. 2)	—	Schernfeld	München (B St)	1964 XXIII 100	27,5	19,5	22	30	16,5	20,5	17,5	22,5	19,0	15,0	15,7	72,2	15	19,2	2. 3. 3. 3. 1	juvenil	Original	1
33	ŘIKOVSKÝ 1925 (S. 163, Abb. 3)	<i>Pterodactylus elegans</i>	? Eichstätt	Brünn (UB)	E 552	28	22,7	20	31	16,9	21,8	19,2	24,3	21,5	16,9	16,6	79,3	16,8	19,5	2. 3. 3. 3. 1	juvenil	Original	1
34	WINKLER 1870 (S. 1, Taf. 1)	<i>Pterodactylus micronyx</i>	Schernfeld	Haarlem (TM)	13 104	32,5	23,5	25	32	18,5	25	19,8	28,5	24	19,8	18,4	90,7	18,4	23,5	2. 3. 3. 4. 1	juvenil	Original	1
35	diese Arbeit (S. 45)	—	Eichstätt	Leiden (RM)	St. 18 183	36	24	27	33	18,8	23	21	27	23	18	15	83	15	22	—	juvenil	Original	1
36	diese Arbeit (S. 45)	—	„Solnhofen“	Pittsburgh (CM)	11 425	41,5	33	—	37	18	25	24	32	25	22	19	98	20	26,5	2. 3. 4. 5. 1	adult ?	Photographie	1
37 (?)	diese Arbeit (S. 45)	—	? Eichstätt	{Wien (NM), (Platte) Frankfurt (SM) (Gegpl.)	R 405	46	38	30	35	18,5	24,5	21	27,5	25	20	17	89,5	16	23,5	2. 3. 4. 5. 1	adult ?	Original	1
38	H. v. MEYER 1859 (S. 31, Taf. 1, Fig. 1)	<i>Pterodactylus longirostris</i>	Eichstätt	London (BM)	42 735	46,5	39	32	38	19	23,5	23	28	25	19,5	18	90,5	16	24,5	2. 3. 3. 4. 1	juvenil ?	Abguß	1
39	H. v. MEYER 1859 (S. 59, Taf. 4, Fig. 5)	<i>Pterodactylus micronyx</i>	„Bayern“	verloren	—	—	—	—	40	20,5	26	26	34	28	22	18	102	22	29	2. 3. 3. 3. 1	juvenil ?	H. v. MEYER 1859	2a
40	H. v. MEYER 1859 (S. 60, Taf. 4, Fig. 4)	<i>Pterodactylus micronyx</i>	Solnhofen	Berlin (HM)	—	—	—	—	—	23	30,5	30,5	41	32	24	18	115	26	34	2. 3. 3. 3. 1	juvenil ?	H. v. MEYER 1859	2b
41	H. v. MEYER 1862 (S. 47, Taf. 8, Fig. 1–2)	<i>Pterodactylus micronyx</i>	Solnhofen	Dresden (SMD)	—	51	40	—	43	23	30	31	38	31	23,5	21	113,5	24	33	2. 3. 4. 5. 1	adult	H. v. MEYER 1862	2a
42	BROILI 1912 (S. 492, Taf. 12)	<i>Pterodactylus micronyx</i>	Eichstätt	München (B St)	1911 I 31	57	47	35	48	25	31	40	46	28,5	19,5	17,7	111,7	29,0	40,5	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1
43	WIMAN 1925 (S. 23, Fig. 17)	<i>Pterodactylus micronyx</i>	Eichstätt	Uppsala (PIU)	—	67	56,5	44	53	26	35	38	48	35,5	26	23	132,5	30	44	—	adult	WIMAN 1925, Abguß	1
44	diese Arbeit (S. 45)	—	„Solnhofen“	Pittsburgh (CM)	11 426	70	52	56	58	28	40	50	54	37	22	19	182	34	48	—	adult	Photographie	1
<i>Pterodactylus elegans</i> WAGNER																							
45	ZITTEL 1882 (S. 75, Taf. 13, Fig. 3)	<i>Pterodactylus elegans</i>	Eichstätt	München (B St)	1875 XIV 501	33	25	21	33	15	20	16,5	21,3	19,5	15,5	13,8	70,1	12,5	17,5	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1
46	ZITTEL 1882 (S. 73, Taf. 13, Fig. 2)	<i>Pterodactylus elegans</i>	Eichstätt	München (B St)	1867 II 1	33,5	25,5	24	30	15	18,2	16,5	19,5	17,8	14,3	12,8	64,4	12,3	17,6	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1
47	WAGNER 1861 (S. 363)	<i>Pterodactylus elegans</i>	„Bayern“	verloren	—	34	—	—	33	14,5	20	16	22	19,5	16	15	72,5	14	19	—	—	ZITTEL 1882	1
48	diese Arbeit (S. 52, Taf. 8, Fig. 3. Abb. 10d)	—	Eichstätt	Zürich (PMZ)	A/III 100	39	29,5	23	34	17	22	18,5	24	21,5	17,3	15,5	78,3	15	20,2	2. 3. 4, ? 5. 1	adult	Original	1
49	diese Arbeit (S. 52, Taf. 9, Fig. 1–2, Abb. 10c)	—	Eichstätt	Harthof (MBH)	—	42	36	27	33	16,9	21,5	18,4	24,5	22,0	17,3	15,5	79,3	15,5	21	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1
50	MAYR 1964 (S. 22, Abb. 2)	<i>Pterodactylus spec.</i>	Eichstätt	Eichstätt (PTH)	1950. 33	42,5	33,5	29	38,5	19,2	22,0	21	26,5	24,1	18,4	17,1	86,1	15,5	21,5	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1
51	diese Arbeit (S. 53, Taf. 9, Fig. 3–4)	—	Eichstätt	Harthof (MBH)	—	43,5	35	27	36	19,5	23,5	21	27,0	23,5	18,5	16,0	85,0	15,8	22,5	2. 3. 4. 5. 1	adult	Original	1
52	diese Arbeit (S. 53, Taf. 10, Fig. 1)	—	Schernfeld	Erlangen (GIE)	—	55	45	34	46	24	29	26	32,5	28,5	21,5	18	100,5	—	27	2. 3. 4, 5. 1	adult	Original	1
<i>Pterodactylus suevicus</i> QUENSTEDT																							
53	QUENSTEDT 1855 (S. 34, 1 Taf.)	<i>Pterodactylus suevicus</i>	Nusplingen	Tübingen (MT)	—	152	121,5	—	—	65,5	87	108	141	115,2	85	77,5	418,7	77	122	—	adult	PLIENINGER 1907	2a
54	WAGNER 1858 (S. 444, Taf. 15, Fig. 1)	<i>Pterodactylus eurychirus</i>	Eichstätt	verloren	—	—	—	—	—	63	85	106	133	108	81	70,5	392,5	—	114	—	adult	H. v. MEYER 1859	3

Exemplar	Original, Belegstück	Bezeichnung durch den 1. Autor	Fundort	Aufbewahrung	Inventar-Nr.	Längenmaße:								1.	2. Phalange des	3.	4.	Flugfinger	Femur	Tibia	Fußphalangen Formel	ontogenetisches Stadium	Maße nach	Erhaltung nach Typ
						Schädel	Unterkiefer	Hals	PCRW	Humerus	Radius	Metacarpale IV												
<i>Pterodactylus longicollum</i> H. v. MEYER																								
55	H. v. MEYER 1859 (S. 45, Taf. 7, Fig. 1–3)	<i>Pterodactylus longicollum</i>	Eichstätt	verloren	—	147	—	185	—	52	—	109	132	86	59	50	327	—	—	—	—	H. v. MEYER 1859	2 b	
56 (?)	MÜNSTER 1839 (S. 83, Taf. 7, Fig. 2)	<i>Pterodactylus longipes</i>	„Solnhofen“	Berlin (HM)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	97	—	—	—	H. v. MEYER 1859	2 b	
57	diese Arbeit (S. 58, Taf. 11, Fig. 4)	—	Schamhaupten	Eichstätt (PTH)	—	ca. 200	—	210	145	—	—	150	—	—	—	—	—	111	—	—	—	Original	2 a	
58	O. FRAAS 1878 (S. 163, Taf. 22)	<i>Pterodactylus suevicus</i>	Nusplingen	Stuttgart (SMS)	—	215	180	225	—	78	104	130	160	109	77,5	65	411,5	99	149	—	—	PLIENINGER 1907	2 a	
59	WAGNER 1858 (S. 439, Taf. 15, Fig. 2)	<i>Pterodactylus vulturinus</i>	Daiting	verloren	—	—	ca. 155	—	—	95	115	160	188	134	—	—	—	—	—	—	—	H. v. MEYER 1859	3	
60	H. v. MEYER 1859 (S. 45, Taf. 7, Fig. 4)	<i>Pterodactylus longicollum</i>	Eichstätt	verloren	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	
<i>Germanodactylus cristatus</i> (WIMAN)																								
61	PLIENINGER 1901 (S. 65, Taf. 4)	<i>Pterodactylus Kochi</i>	Eichstätt	München (B St)	1892 IV 1	130	103,5	82	—	56	75	66	84	77,5	65,5	55	282	56,5	87,5	—	adult	Original	2 b	
<i>Germanodactylus rhamphastinus</i> (WAGNER)																								
62 (?)	WAGNER 1851 (S. 20, Taf. 6, Fig. 1)	<i>Ornithocephalus dubius</i>	„Solnhofen“	verloren	—	—	—	—	96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	H. v. MEYER 1859	3	
63 (?)	MÜNSTER 1831 (S. 49, Taf. 6)	<i>Pterodactylus medius</i>	Daiting	verloren	—	—	—	—	100	49,5	—	—	—	—	—	—	—	54	76	—	adult	H. v. MEYER 1859	3	
64	WAGNER 1851 (S. 4, Taf. 5)	<i>Ornithocephalus rhamphastinus</i>	Daiting	München (B St)	AS I 745	210	178	130	106	60	100	70	90	—	—	—	—	67	92	—	adult	Original	1–2 a	
<i>Ctenochasma gracile</i> OPPEL																								
65	BROILI 1936 (S. 137, 1 Taf.)	<i>Ctenochasma gracile</i>	Wintershof	München (B St)	1935 I 24	104	91	69	80	38,5	52,5	35	66	57	—	—	—	35	55	—	—	Original	1	
66	diese Arbeit (S. 72, Abb. Taf. 15, 11, Fig. 3)	—	Solnhofen	Eichstätt (PTH)	—	ca. 130	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Original	3	
67	BROILI 1924 (S. 13, Taf. 1)	<i>Ctenochasma gracile</i>	„Solnhofen“	München (B St)	1920 I 57	ca. 160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Original	3	
68	OPPEL 1862 (S. 124)	<i>Ctenochasma gracile</i>	Eichstätt	München (B St)	AS VI 30	ca. 200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Original	3	
<i>Gnathosaurus subulatus</i> H. v. MEYER																								
69	H. v. MEYER 1834 (S. 3, Taf. 1, Fig. 1–2)	<i>Gnathosaurus subulatus</i>	Solnhofen	München (B St)	AS VII 369	ca. 230	ca. 200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Original	3	
70	diese Arbeit (S. 75, Taf. 14, Fig. 1–2)	—	Eichstätt	Eichstätt (PTH)	1951. 84	280	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Original	3	
„<i>Pterodactylus</i>“ <i>grandis</i> CUVIER																								
71 (?)	FRISCHMANN 1868 (S. 31)	<i>Pterodactylus secundarius</i>	Eichstätt	Dresden (SMD)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	132	2. 3. 4. 5. 1.	adult	Photographic	3	
72 (?)	WAGNER 1851 (S. 50, Taf. 6, Fig. 6)	<i>Ornithocephalus secundarius</i>	„Solnhofen“	verloren	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	134,5	—	—	H. v. MEYER 1859	3	
73 (?)	LYDEKKER 1888 (S. 33)	<i>Rhamphorhynchus grandis</i>	Eichstätt	London (BM)	37002	—	—	—	—	—	—	—	—	165	140	136	—	—	—	—	—	LYDEKKER 1888	3	
74 (?)	LYDEKKER 1888 (S. 33)	<i>Rhamphorhynchus grandis</i>	Eichstätt	London (BM)	42737	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	141	—	—	LYDEKKER 1888	3	
75	SOEMMERRING 1820 (S. 105, 1 Taf.)	<i>Ornithocephalus</i>	Eichstätt	verloren	—	—	—	—	—	—	174	—	—	194	—	—	—	111,5	199	—	—	H. v. MEYER 1859	3	
76 (?)	diese Arbeit (S. 82)	—	Eichstätt	Eichstätt (PTH)	—	—	—	—	—	—	—	—	200	195	185	—	—	—	—	—	—	Original	3	
77	WAGNER 1852 (S. 23, Taf. 19, Fig. 1)	<i>Ornithocephalus grandis</i>	Daiting	verloren	—	—	—	—	—	130	185	162	—	—	—	—	—	—	—	—	—	H. v. MEYER 1859	3	
„<i>Pterodactylus</i>“ sp.																								
78	diese Arbeit (S. 84, Taf. 13, Fig. 2)	—	Schernfeld	Eichstätt (PTH)	1963. 1a	—	—	—	—	116	133	140	182	171	—	—	—	—	—	—	—	Original	3	

11. LITERATURVERZEICHNIS

- Abel, O.: Über den Erwerb des Flugvermögens. – Vortr. Ver. Verbreitung naturwiss. Kenntn. Wien, **52**, H. 8, 22 S., Wien 1912.
- : Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen *Pterodactylus* und *Rhamphorhynchus*. – Die Naturwissenschaften, **7**, H. 37, 661–665, 7 Abb., Berlin 1919.
- : On a skeleton of *Pterodactylus antiquus* from the Lithographic Shales of Bavaria, with remains of skin and musculature. – Amer. Mus. Novitates, **192**, 12 S., 4 Abb., New York 1925.
- : Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. 2. Aufl. – 714 S., 2 Taf., 551 Abb., Jena 1927.
- Arthaber, G.: Studien über Flugsaurier auf Grund der Bearbeitung des Wiener Exemplares von *Dorygnathus banthensis* Theod. sp. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **97**, 391–464, 57 Abb., 2 Taf., Wien 1919.
- : Über Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier. – Paläont. Z., **4**, H. 1, 1–47, 18 Abb., Stuttgart 1921.
- Barthel, K. W.: Zur Entstehung der Solnhofener Plattenkalke (unteres Untertithon). – Mitt. Bayer. Staats-samml. Paläont. hist. Geol., **4**, 37–69, 1 Abb., Taf. 8–11, München 1964.
- Blumenbach, R.: Handbuch der Naturgeschichte. 8. Aufl. – S. 731. – Göttingen 1807.
- Branca, W.: Fossile Flugtiere und Erwerb des Flugvermögens. – Abh. kgl. Preuß. Akad. Wiss., 49 S., 8 Abb., Berlin 1908.
- Broili, F.: Über *Pterodactylus micronyx* H. v. Meyer. – Z. deutsch. geol. Ges., **64**, Abh., H. 3, 492–500, Taf. 12, Berlin 1912.
- : *Ctenochasma gracile* Oppel. – Geognost. Jh. 1916/17, **29/30**, 299–309, Taf. 7, München 1919.
- : *Ctenochasma* ist ein Flugsaurier. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 13–30, 5 Abb., München 1924.
- : Ein *Pterodactylus* mit Resten der Flughaut. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 23–34, 3 Taf., München 1925.
- : Ein *Rhamphorhynchus* mit Spuren von Haarbedeckung. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 49–67, 1 Abb., Taf. 4–6, Taf. 7, Fig. 1, München 1927.
- : Weitere Beobachtungen an *Ctenochasma*. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 137–156, 3 Abb., 1 Taf., München 1936.
- : Beobachtungen an *Pterodactylus*. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 139–154, Taf. 1–4, München 1938.
- : Über ein neues Wirbeltier aus dem oberen Jura von Franken. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 133–138, 1 Taf., München 1939.
- Collini, C.: Sur quelques Zoolithes du Cabinet d'Histoire naturelle de S. A. S. E. Palatine & de Bavière, à Mannheim. – Acta Acad. Theodoro-Palatinae, **5**, pars physica, 58–103, Taf. 1, Mannheim 1784.
- Cuvier, G.: Reptile volant. – an 9, S. 6, Paris 1801.
- : 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 de Sauriens, sous le nom de Ptero-Dactyle. – Ann. Mus. Hist. natur., **13**, S. 424, Taf. 31, Paris 1809.
- : (*Pterodactylus longirostris*) in Oken's Isis, S. 1126 und 1788, Taf. 20, Jena 1819.
- : Recherches sur les Ossements fossiles. – 2. ed., V. 2, S. 382, Paris 1824. – 3. ed., V. 2, 376–380, Taf. 23, Paris 1825. – 4. ed., 250–257, Taf. 251, Paris 1834 – 1836.
- Döderlein, L.: *Anurognathus Ammoni*, ein neuer Flugsaurier. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 117–164, 7 Abb., München 1923.
- : Über *Rhamphorhynchus* und sein Schwanzsegel. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1–46, 10 Abb., Taf. 1–3, München 1929.
- : Über *Anurognathus Ammoni* Döderlein. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 47–63, 7 Abb., Taf. 4–5, München 1929. (1929a).
- : Ein *Pterodactylus* mit Kehlsack und Schwimmhaut. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 65–76, 7 Abb., Taf. 3, München 1929. (1929b)

- : Nachtrag zum Carpus und Tarsus der Pterosaurier. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 175–177, 9 Abb., München 1929. (1929c)
- Eaton, G.F.: Osteology of *Pteranodon*. – Mem. Connecticut Acad. Arts Sci., 2, 38 S., 31 Taf., New Haven 1910.
- Edinger, T.: Das Gehirn der Pterosaurier. – Anatomie u. Entwicklungsgesch., 83, H. 1/3, 105–112, 3 Abb., München u. Berlin 1927.
- : The brain of *Pterodactylus*. – Amer. J. Sci., 239, 665–682, 2 Abb., 1 Taf., Washington 1941.
- Fesefeldt, K.: Schichtenfolge und Lagerung des oberen Weißjura zwischen Solnhofen und der Donau (südliche Frankenalb). – Erlanger geol. Abh., 46, 80 S., 30 Abb., 1 Taf., 1 geol. Kt., Erlangen 1962.
- Fraas, O.: Über *Pterodactylus suevicus*, Qu. von Nusplingen. – Palaeontographica 25, 163–174, Taf. 22, Stuttgart 1878.
- Freyberg, B. v.: Geologie des Weißen Jura zwischen Eichstätt und Neuburg/Donau (Südliche Frankenalb). – Erlanger geol. Abh., 54, 97 S., 18 Abb., 10 Taf., 1. Kt., Erlangen 1964.
- : Übersicht über den Malm der Altmühl-Alb. – Erlanger geol. Abh., 70, 40 S., 5 Abb., 1 Tab., 3 Kt., Erlangen 1968.
- Frischmann, L.: Über neue Entdeckungen im lithographischen Schiefer von Eichstätt. – N. Jb. Min. etc. 1868, 25–38, Stuttgart 1868.
- Geyer, O.F. & Gwinner, M.P.: Einführung in die Geologie von Baden-Württemberg. – 223 S., 73 Abb., 11 Taf., Stuttgart 1964.
- Haeckel, E.: Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. 3. Theil. – 390–397, Berlin 1895.
- Heilmann, G.: Unser gegenwärtiges Wissen über die Abstammung der Vögel. – Z. dän. ornith. Ges. Kopenhagen, 10, 2, 73–144, Abb. 187–215, Kopenhagen 1916.
- Hölder, H. & Steinhorst, H.: Lebendige Urwelt. – 135 S., 155 Abb., Stuttgart 1964.
- Hoepke, H. & Kramer, O.: Der Flug der Pterosaurier. – Morphol. Jb., 78, 48–64, 45 Abb., Leipzig 1936.
- Hofker, J.: Beschrijving van een exemplaar van *Pterodactylus longirostris* Cuvier. – Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam, 30, 344–361, Taf. 1–2, Amsterdam 1921.
- Holst, E. v.: Der Saurierflug. – Paläont. Z., 31, 1/2, 15–22, 7 Abb., Stuttgart 1957.
- Hooley, R.W.: On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*, an Ornithosaur from the Wealden shales of Atherfield (Isle of Wight). – Quart. J. Geol. Soc. London, 69, 372–422, Taf. 36–40, London 1913.
- Huene, F. v.: Beiträge zur Kenntnis des Schädels einiger Pterosaurier. – Geol. paläont. Abh., N.F. 13, 55–65, 10 Abb., 2 Taf., Jena 1914.
- : Zwei ausgezeichnet erhaltene Exemplare von *Pterodactylus* im Natur-Museum Senckenberg. – Senckenbergiana, 32, 1/4, 1–7, Taf. 1–4, Frankfurt a.M. 1951.
- Huxley, J.-S. & Teissier, G.: Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. – C.R. Soc. biol. 121, 934–936, Paris 1936.
- Janicke, V.: Fossil-Sediment-Strukturen in untertertiären Plattenkalken der südlichen Frankenalb. – 116 S., 24 Abb., 15 Taf., Diss. München 1967.
- Kälin, J.A.: Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodilidenschädels. – Zool. Jb., Abt. Anatomie u. Ontogenie, 57, 535–714, 29 Abb., Taf. 11–16, Jena 1933.
- Kuhn, O.: Die fossilen Reptilien. – 121 S., 92 Abb., Berlin 1937.
- : Pterosauria (Supplementum I). – Foss. Cat., I: Animalia, 99, 57–68, Taf. 8–10, 's-Gravenhage 1961.
- : Die fossile Wirbeltierklasse Pterosauria. – 52 S., 26 Abb., Krailling (Oeben) 1967.
- Kuhn-Schnyder, E.: Wege der Reptiliensystematik. – Paläont. Z., 37, 1/2, 61–87, 6 Abb. im Text, Stuttgart 1963.
- Lydekker, R.: Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part I. – 309 S., 69 Abb., London 1888.
- Malz, H.: *Kouphichnium walchi*, die Geschichte einer Fährte und ihres Tieres. – Nat. u. Mus. 94, (3), 81–97, 15 Abb., Frankfurt a.M. 1964.
- Marsh, O.C.: The wings of Pterodactyles. – Amer. J. Sci. 23, 251–256, 2 Abb., Taf. 3, Washington 1882.
- Mayr, F.X.: Die naturwissenschaftlichen Sammlungen der Philosophisch-theologischen Hochschule Eichstätt. – Festschrift 400 Jahre Coll. Willibald. Eichstätt, 302–334, 8 Abb., Eichstätt 1964.
- : Paläobiologie und Stratonomie der Plattenkalke der Altmühlalb. – Erlanger Geol. Abh. 67, 40 S., 8 Abb., 16 Taf., Erlangen 1967.
- Meyer, H. v.: Palaeologica zur Geschichte der Erde. – 560 S., Frankfurt a.M. 1832.
- : *Gnathosaurus subulatus*, ein Saurus aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen. – Mus. Senckenbergianum, I, S. 3, Taf. 1, Frankfurt a.M. 1834.
- : Briefl. Mitt. an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. etc. 1842, 283–303, Stuttgart 1842. (1842a)

- : *Pterodactylus meyeri*, Münster, aus dem Kalkschiefer von Kelheim. – Beitr. Petrefactenk. 5, 24–32, Taf. 7, Bayreuth 1842. (1842b)
- : Briefl. Mitt. an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. etc. 1843, 579–590, Stuttgart 1843.
- : *Pterodactylus (Rhamporhynchus) Gemmingi* aus dem Kalkschiefer von Solenhofen. – Palaeontographica 1, 1–20, Taf. 5, Stuttgart 1846.
- : Briefl. Mitt. an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. etc. 1854, 47–58, Stuttgart 1854.
- : Briefl. Mitt. an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. etc. 1855, 328 u. 808, Stuttgart 1855.
- : Briefl. Mitt. an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. etc. 1856, S. 826, Stuttgart 1856.
- : Zur Fauna der Vorwelt. Vierte Abt.: Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. – 1. Lfg., 1–84, Taf. 1, 2, 4, 5, 7, 9–13, 21, Frankfurt a.M. 1859; 2. Lfg., 85–144, Taf. 3, 6, 8, 14–20, Frankfurt a.M. 1860.
- : *Pterodactylus spectabilis* aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt. – Palaeontographica 10, 1–10, Taf. 1, Stuttgart 1861.
- : *Pterodactylus micronyx* aus dem lithographischen Schiefer von Solenhofen. – Palaeontographica 10, 47–52, Taf. 8, Stuttgart 1862.
- Müller, A.H.: Pterosauria. – in Lehrbuch der Paläozoologie, III, Vertebrata, Teil 2, Reptilien und Vögel. – 352–373, Abb. 415–434, Jena 1968.
- Münster, G. zu: Beschreibung einer neuen Art der Gattung *Pterodactylus* Cuv. *Ornithocephalus* Sömmerr. – Nova Acta Acad. Caes. Leop. 15, 1, 49–60, Taf. 6, Breslau und Bonn 1831.
- : Bemerkungen über eine neue Art *Pterodactylus* aus Solenhofen. – N. Jb. Min. etc. 1832, 412–416, 1 Taf., Stuttgart 1832.
- : Briefl. Mitt. an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. etc. 1836, S. 580, Stuttgart 1836.
- : Über einige neue Versteinerungen in den lithographischen Schiefen von Baiern. – N. Jb. Min. etc. 1839, 676–682, Stuttgart 1839.
- : Beitrag zur Kenntnis einiger neuen seltenen Versteinerungen aus den lithographischen Schiefen in Baiern. – N. Jb. Min. etc. 1842, 35–46, Stuttgart 1842.
- Nopcsa, F.: Neubeschreibung des Trias-Pterosauriers *Tribelesodon*. – Palaeont. Z. 5, 2, 161–181, 7 Abb., Taf. 2, Berlin 1922.
- : The Genera of Reptiles. – Palaeobiologica, 1, 163–188, Wien und Leipzig 1928.
- Oken: Isis, 246–253, Taf. 4, Jena 1818.
- : Isis, 1788–1795, Taf. 20, Jena 1819. (1819a)
- : Isis, 1795–1798, Taf. 20, Jena 1819. (1819b)
- Oppel, A.: Über Fährten im lithographischen Schiefer. – Palaeont. Mitt. Mus. kgl. bayr. Staates, 1, 121–125, Taf. 39, Stuttgart 1862.
- Plieninger, F.: Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. – Palaeontographica 48, 65–90, 6 Abb., Taf. 4–5, Stuttgart 1901.
- : Über die Hand der Pterosaurier. – Centralbl. Min. etc. 1906, 13, 399–412, 7 Abb., Stuttgart 1906.
- : Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens. – Palaeontographica 53, 209–313, 40 Abb., Taf. 14–19, Stuttgart 1907.
- : Pterosauria. – Foss. Cat. I: Animalia, 45, 84 S., Berlin 1930.
- Quenstedt, F.A.: Handbuch der Petrefaktenkunde. – 135–142, Tübingen 1852.
- : Briefl. Mitt. an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. etc. 1854, S. 270, Stuttgart 1854.
- : Über *Pterodactylus suevicus* im lithographischen Schiefer Württembergs. – 52 S., 1 Taf., Tübingen 1855.
- Říkovský, F.: *Pterodactylus elegans* A. Wagner. – Acta Soc. Sci. natur. Moraviae, 2, fasc. 6, 14 S., 3 Abb., Brünn 1925.
- Romer, A.S.: Osteology of the Reptiles. – 772 S. 248 Abb., Chicago 1956.
- Rutte, E.: Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000. Blatt Nr. 7037 Kelheim. – 243 S., 25 Abb., 4 Kt., München 1962.
- Schäfer, W.: Fossilisations-Bedingungen der Meeressäuger und Vögel. – Senckenbergiana Leth., 36, 1/2, 1–25, 3 Abb., 2 Taf., Frankfurt a.M. 1955.
- : Aktuopaläontologie nach Studien in der Nordsee. – 666 S. 227 Abb., 36 Taf., Frankfurt a.M. 1962.
- Scheffen, W.: Flugsaurier und Segelflug. – Natur u. Mus., 56, 198–207, 5 Abb., Frankfurt a.M. 1926.
- Seeley, H.G.: The Ornithosauria: An elementary study of the bones of Pterodactyles. – 135 S., 12 Taf., Cambridge 1870.
- : Additional Evidence of the Structure of the Head in Ornithosaurs from the Cambridge Upper Greensand; being a Supplement to „The Ornithosauria.“ – Ann. Mag. Natur. Hist. 7, 37, 20–36, Taf. 2–3, London 1871.
- : The Ornithosaurian pelvis. – Ann. Mag. Natur. Hist. ser. 6, 7, 237, London 1891.

- : Dragons of the air. An account of extinct flying Reptiles. – 239 S., 80 Abb., London 1901.
- Seitz, A.: Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. – Abh. Kais. Leop. Karol. Deutsch. Akad. Naturforsch., **87**, 2, 229–370, Taf. 11–24, Halle 1907.
- Simpson, G.G., Roe, A. & Lewontin, R.C.: Quantitative Zoology. Revised Edition. – 440 S., 64 Abb., 5 Tab., New York 1960.
- Soemmerring, S.T.v.: Über einen *Ornithocephalus*. – Denkschr. kgl. bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Cl., **3**, 89–158, Taf. 5–7, München 1812.
- : Über einen *Ornithocephalus brevirostris* der Vorwelt. – Denkschr. kgl. bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Cl., **6**, 89–104, 2 Taf., München 1817.
- : Über die fossilen Reste einer großen Fledermausgattung, welche sich zu Karlsruhe in der Großherzoglichen Sammlung befinden. – Denkschr. kgl. bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Cl., **6**, 105–112, 1 Taf., München 1820.
- Spillmann, F.: Beiträge zur Biologie des Flügels und der Lebensweise der Pterosaurier. – Palaeont. Z., **7**, H. 3, 185–192, 6 Abb., Stuttgart 1925.
- Stromer, E. v.: Rekonstruktionen des Flugsauriers *Rhamphorhynchus Gemmingi* H. v. M. – N. Jb. Min. etc. 1913, 2, 49–68, Taf. 3–5, Stuttgart 1913.
- Teissier, G.: La Relation d'allometric: sa signification statistique et biologique. – Biometrics, **4**, 14–48, 1948.
- Wagler, J.: Natürliches System der Amphibien. – 354 S., München, Stuttgart, Tübingen 1830.
- Wagner, A.: Beschreibung eines neu entdeckten *Ornithocephalus*, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Organisation dieser Gattung. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., **2**, 165–198, 1 Taf., München 1837.
- : Beschreibung einer neuen Art von *Ornithocephalus* nebst kritischer Vergleichung der in der K. palaeontologischen Sammlung zu München aufgestellten Arten aus dieser Gattung. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., **6**, 64 S., Taf. 5–6, München 1851.
- : Neu-aufgefundene Saurier-Überreste aus den lithographischen Schiefern und dem oberen Jurakalke. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., **6**, 50 S., Taf. 17–20, München 1852.
- : Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier aus den lithographischen Schiefern in Bayern. – Gel. Anz. k. Bayer. Akad. Wiss., Nr. 21 u. 22, 171–181, München 1857.
- : Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers. 1. Abt. Saurier. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., **8**, 417–528, Taf. 12–17, München 1858.
- : Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers. 2. Abt. Schildkröten und Saurier. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., **9**, 67–124, Taf. 1–6, München 1861. (1861a)
- : Charakteristik einer neuen Flugeidechse, *Pterodactylus elegans*. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., 363–365, München 1861. (1861b)
- : Übersicht über die fossilen Reptilien des lithographischen Schiefers in Bayern nach ihren Gattungen und Arten. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., 497–535, München 1861. (1861c)
- Walther, J.: Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke. – Jena. Denkschr. **11**, (Haeckel-Festschrift), 133–214, 21 Abb., Taf. 8, Jena 1904.
- Wanderer, K.: *Rhamphorhynchus Gemmingi* H. v. Meyer. Ein Exemplar mit teilweise erhaltener Flughaut aus dem kgl. Mineralog.-Geol. Museum zu Dresden. – Palaeontographica **55**, 195–216, Taf. 21, Stuttgart 1908.
- Watson, D.M.S.: A Sketch Classification of the Pre-Jurassic Tetrapod Vertebrates. – Proc. Zool. Soc. London, 1917, 167–186, 2 Textfig., London 1917.
- Weigelt, J.: Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. – 227 S., 28 Abb., 37 Taf., Leipzig 1927.
- Wellnhofer, P.: Über *Pterodactylus kochi* (Wagner 1837). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **132**, 1, 97–126, 7 Abb., 2 Tab., Taf. 8–9, Stuttgart 1968.
- Williston, S.W.: On the Skull of *Nyctodactylus*, an Upper Cretaceous Pterodactyl. – J. Geol., **10**, 5, 520–531, Taf. 1–2, Chicago 1902.
- : The Fingers of Pterodactyls. – Geol. Mag., **1**, S. 59, London 1904.
- : The Wing-Finger of *Pterodactylus*, with restoration of *Nyctosaurus*. – J. Geol., **19**, 8, 696–705, 4 Abb., Chicago 1911.
- Wiman, C.: Aus dem Leben der Flugsaurier. – Bull. Geol. Inst. Upsala, **19**, 115–127, 1 Abb., Upsala 1924.
- : Über *Pterodactylus Westmani* und andere Flugsaurier. – Bull. Geol. Inst. Upsala, **20**, 1–38, 23 Abb., Taf. 1–2, Upsala 1925.
- : Einige Beobachtungen an Flugsauriern. – Palaeobiologica, **1**, 363–370, 3 Abb., Wien u. Leipzig 1928.
- : Notizen über Flugsaurier. – Bull. Geol. Inst. Upsala, **22**, 217–222, 2 Abb., Upsala 1929.
- : Beobachtungen an Solnhofener Fossilien. – Problems of Paleont., **1**, 217–221, Taf. 1, Moskau 1936.

- Winkler, T.C.: Description d'un nouvel exemplaire de *Pterodactylus micronyx* du Musée Teyler. – Arch. Mus. Teyler, 3, fasc. 1, 1–16, 1 Taf., Haarlem 1870.
- : Le *Pterodactylus kochi* du Musée Teyler. – Arch. Mus. Teyler, 3, fasc. 4, 1–11, Taf. 1, Haarlem 1874.
- : Histoire de l'Ichnologie. – Arch. Mus. Teyler, sér. 2, 2, 4, 241–440, Haarlem 1886.
- Woodward, A.S.: On two Skulls of the Ornithosaurian *Rhamphorhynchus*. – Ann. Mag. Natur. Hist. (7), 9, 1–5, Taf. 1, London 1902.
- Young, C.C.: On a Pterosaurian from Sinkiang, China. – Vertebrata Palasiatica, 8, 3, 221–235, 11 Abb., 2 Taf., Peking 1964.
- Zittel, K.A. v.: Über Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. – Palaeontographica 29, 47–80, Taf. 10–12, Stuttgart 1882.
- : Handbuch der Palaeontologie. 1. Abt. Palaeozoologie, 3, Vertebrata, S. 773–804, Abb. 681–694, München und Leipzig 1890.

TAFELN

Tafel 1

Fig. 1–7: *Pterodactylus antiquus* (SOEMMERRING). – Holotypus, Exemplar Nr. 4, Sonnhofener Plattenkalke, Eichstätt; Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. AS I 739. – (S. 15)

Fig. 1: Gesamtansicht, 1/2 nat. Größe

Fig. 2: Carpalregion, links, $\times 3$

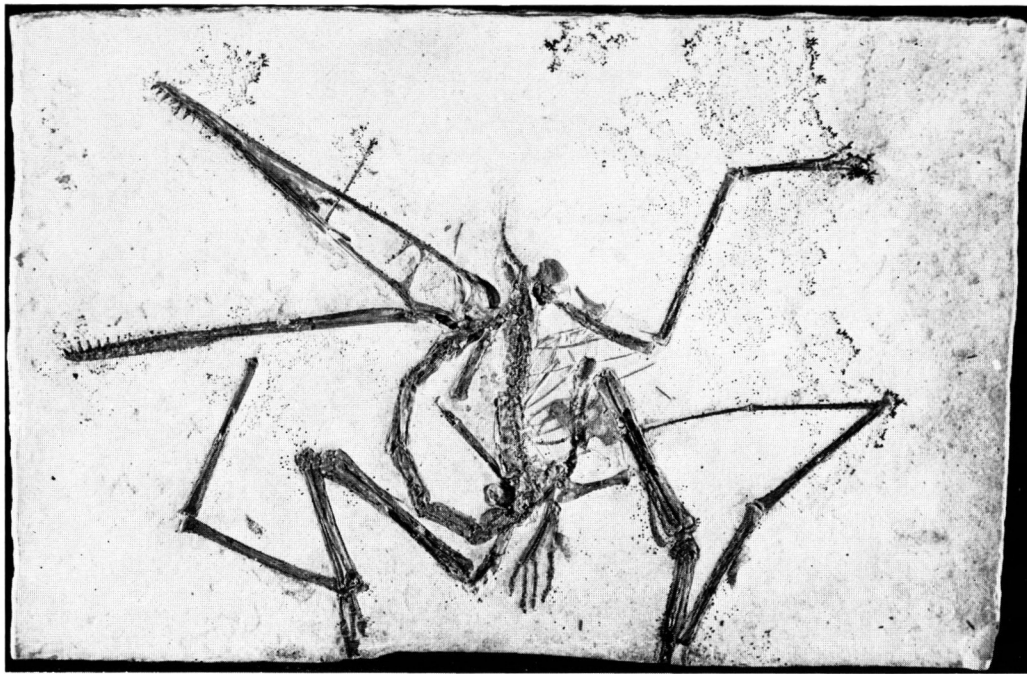
Fig. 3: Carpalregion, rechts, $\times 3$

Fig. 4: Tarsalregion, links, $\times 3$

Fig. 5: Fußskelett, rechts, $\times 2$

Fig. 6: hintere Schädelpartie, $\times 1,5$

Fig. 7: distales Oberkieferende, $\times 5$



1



2



3



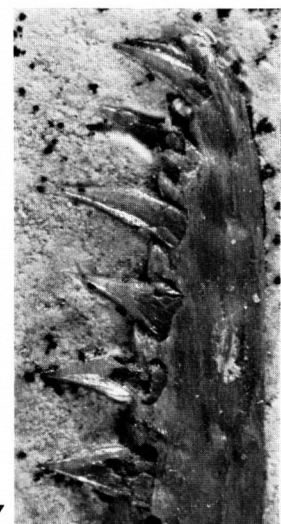
4



5



6



7

Tafel 2

Pterodactylus kochi (WAGNER)

Fig. 1–3: Holotypus, Mörsheimer Schichten (Malm Zeta 3) Kelheim. – Exemplar Nr.: 23; – (S. 22)

Fig. 1: „Koch’sche Platte“, Original zu WAGNER 1837. Senckenberg-Museum Frankfurt am Main, Inventar-Nummer R 404. $\times 2/3$

Fig. 2: „Oberndorfer’sche Platte“, Original zu v. MEYER 1859. Bayer. Staatssammlung München, Inventar-Nummer AS XIX 3. $\times 2/3$

Fig. 3: Schädel, $\times 2$.

Fig. 4: Original zu v. HUENE 1951, Solnhofener Plattenkalke, Zandt. – Exemplar Nr. 12; – (S. 22) Schädel $\times 2$. Senckenberg-Museum Frankfurt am Main, Inventar-Nummer R 4072.



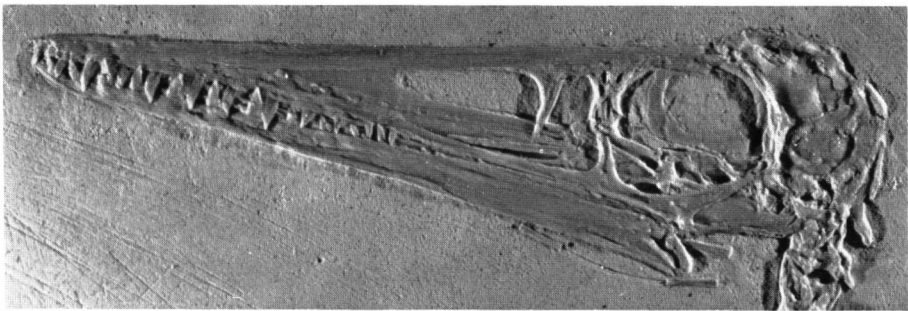
1



2



3

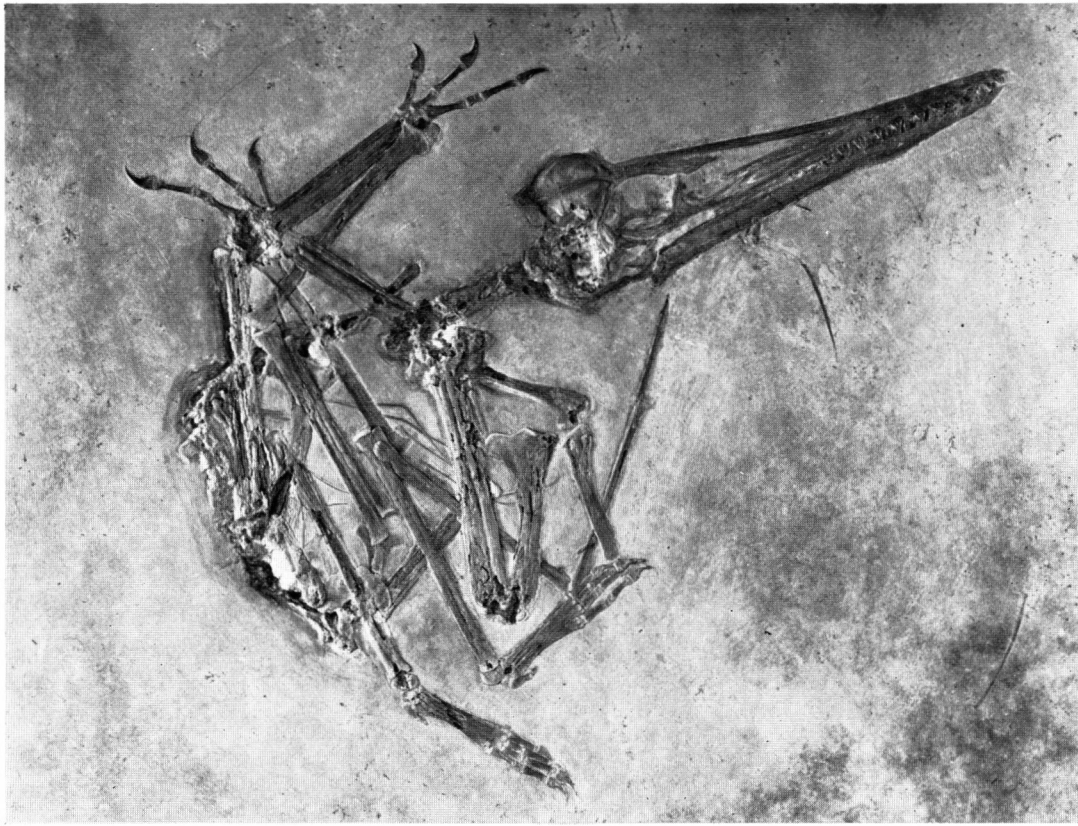


4

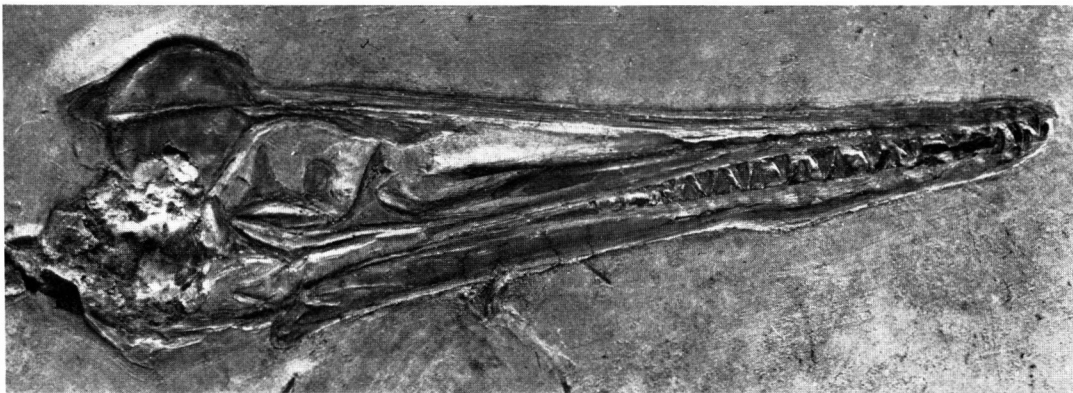
Tafel 3

Pterodactylus kochi (WAGNER)

- Fig. 1–2: Original zu ZITTEL 1882, Solnhofener Plattenkalke, „Solnhofen“. – Exemplar Nr. 13; Bayer. Staatssammlung München, Inventar-Nummer 1878 VI 1. – (S. 22)
Fig. 1: Gesamtansicht, natürliche Größe
Fig. 2: Schädel, $\times 2$
- Fig. 3: Exemplar Nr. 26; Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt; Schädel $\times 1,6$; Philosophisch-Theologische Hochschule Eichstätt; – (S. 31)



1



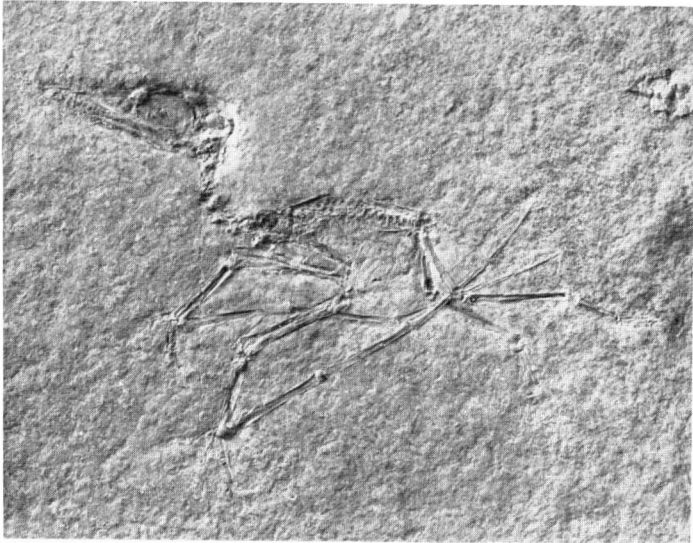
2



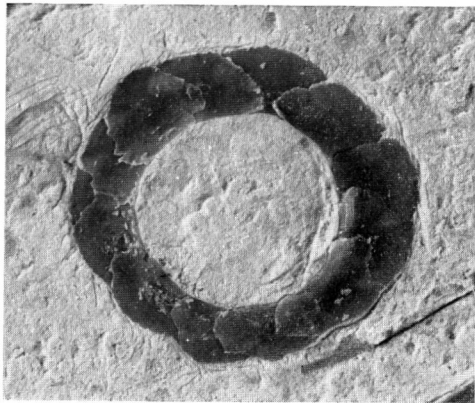
3

Tafel 4

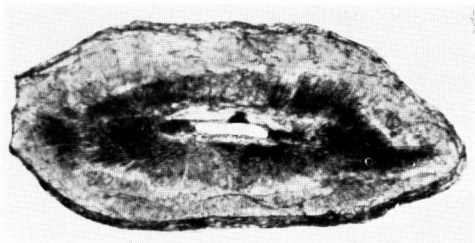
- Fig. 1: *Pterodactylus kochi* (WAGNER). – Original zu WINKLER 1874, Solnhofener Plattenkalke, Schernfeld bei Eichstätt. – juveniles Exemplar, natürliche Größe, Teyler Museum Haarlem, Inventar-Nummer 13 105. – Exemplar Nr. 7. – (S. 22)
- Fig. 2: *Pterodactylus kochi* (WAGNER). – Exemplar Nr. 6, Solnhofener Plattenkalke, Schernfeld bei Eichstätt. – juveniles Exemplar, natürliche Größe, Bayer. Staatssammlung München, Inventar-Nummer 1967 I 276. – (S. 25)
- Fig. 3–5: *Pterodactylus antiquus* (SOEEMMERRING). – Exemplar Nr. 2, Solnhofener Plattenkalke, Solnhofen. – Bayer. Staatssammlung München, Inventar-Nummer 1968 I 95. – (S. 20)
- Fig. 3: Scleralring, $\times 5$
- Fig. 4: Querschliff eines Unterkieferzahnes, $\times 60$
- Fig. 5: Querschliff der 2. Flugfingerphalange, $\times 30$
- Fig. 6: *Pterodactylus kochi* (WAGNER). – Original zu BROILI 1938, Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt. – Schädel, $\times 2$, Bayer. Staatssammlung München, Inventar-Nummer 1937 I 18. – Exemplar Nr. 21. – (S. 22)



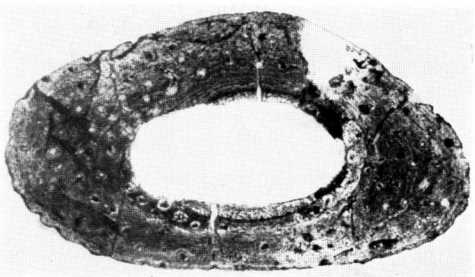
1



3



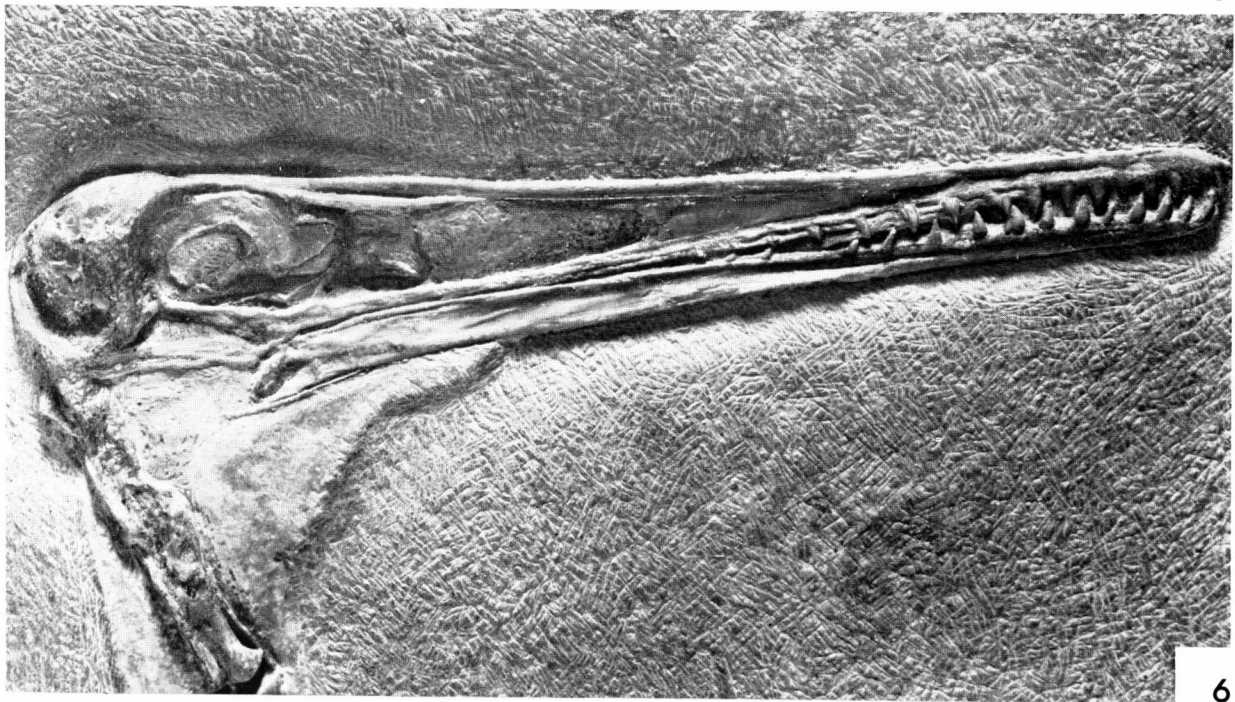
4



5



2



6

Tafel 5

Fig. 1-2: *Pterodactylus kochi* (WAGNER). – Exemplar Nr. 28, Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt.-Bayer. Staatssammlung München, Inventar-Nummer 1883 XVI 1. – (S. 32)

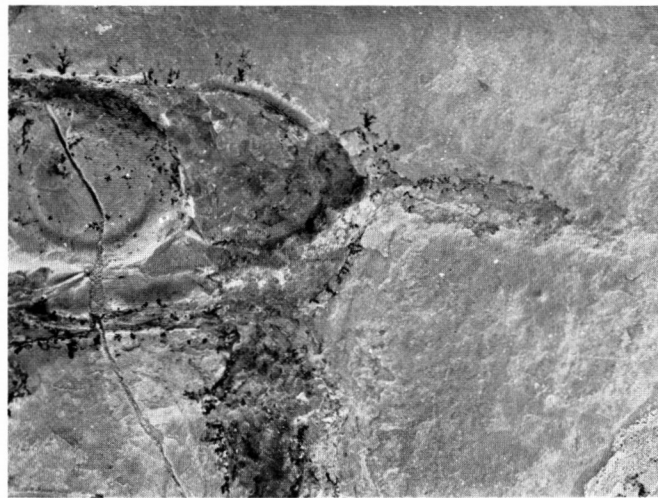
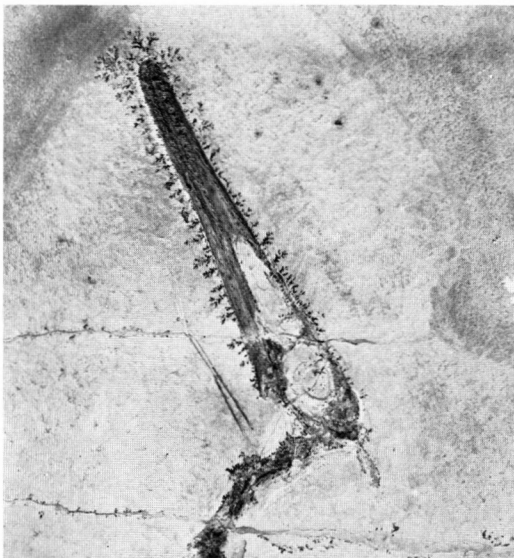
Fig. 1: Gesamtansicht, $\times \frac{1}{2}$

Fig. 2: Ausschnitt des Schädels mit Eindruck eines Hinterhauptslappens, $\times 2$

Fig. 3-4: *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – Exemplar Nr. 30, juveniles Exemplar, Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt. – Bayer. Staatssammlung München, Inventar-Nr. 1936 I 50. – (S. 39)

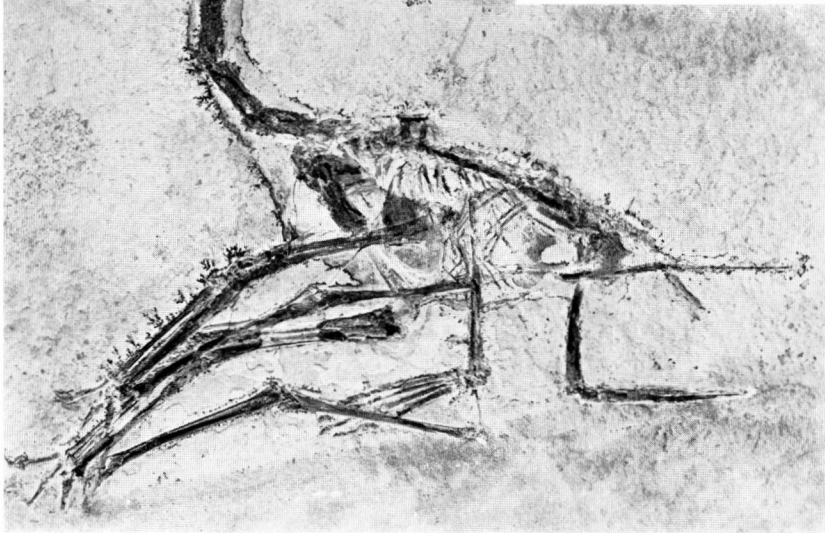
Fig. 3: Gesamtansicht, natürliche Größe

Fig. 4: Schädelunterseite, $\times 3$

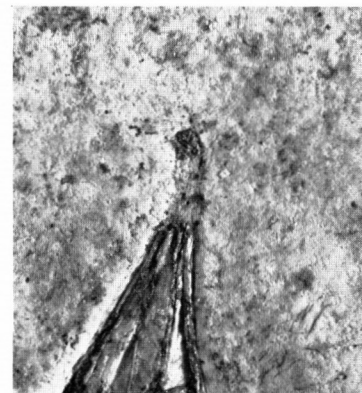


2

1



4

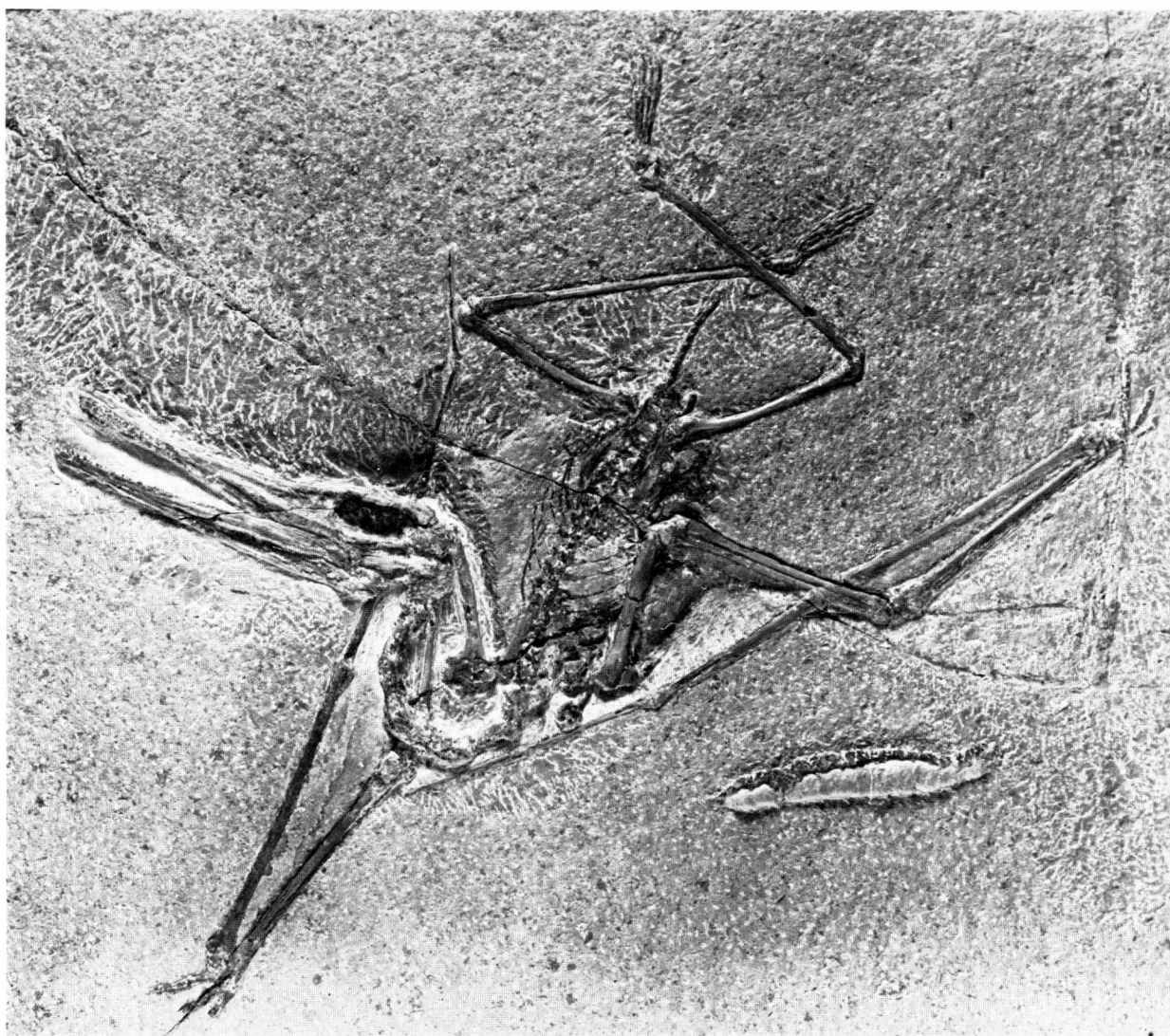


3

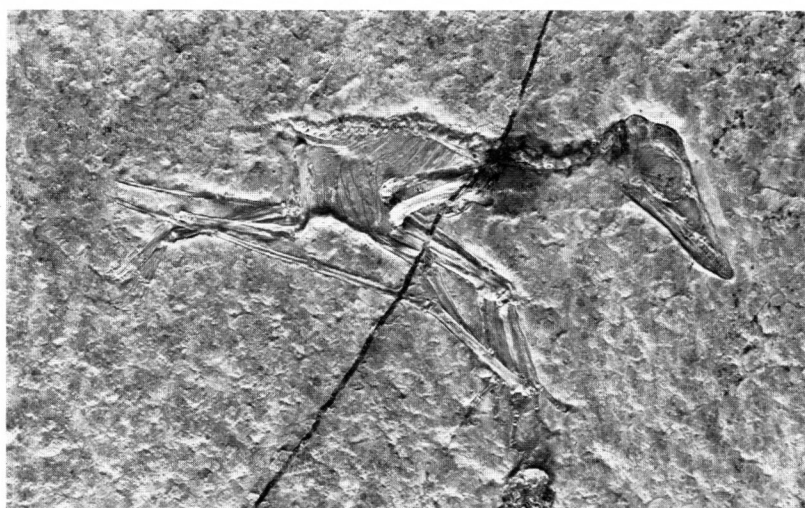


Tafel 6

- Fig. 1: *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – Neotypus, Original zu BROILI 1912, Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt; natürliche Größe, Exemplar Nr. 42; – Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. 1911 I 31; – (S. 35)
- Fig. 2–3: *Pterodactylus kochi* (WAGNER). – Exemplar Nr. 9, juveniles Exemplar, Solnhofener Plattenkalke, Workerszell bei Eichstätt; – Philosophisch-Theologische Hochschule Eichstätt, Inventar Nr. 29 III 1950; – (S. 27)
- Fig. 2: Gesamtansicht, natürliche Größe
- Fig. 3: Füße, vergrößerter Ausschnitt, $\times 4$.



1



2



3

Tafel 7

- Fig. 1: *Pterodactylus kochi* (WAGNER). – Schädel, 3 × vergrößerter Ausschnitt aus Exemplar Nr. 9 (Taf. 6, Fig. 2).
- Fig. 2: *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – Exemplar Nr. 32, juveniles Exemplar; Solnhofener Plattenkalke, Schernfeld bei Eichstätt; – Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. 1964 XXIII 100; natürliche Größe. – (S. 43)
- Fig. 3: *Pterodactylus micronyx* H. v. MEYER. – Exemplar Nr. 31, juveniles Exemplar; Solnhofener Plattenkalke, Workerszell bei Eichstätt; – natürliche Größe; – Philosophisch-Theologische Hochschule Eichstätt, Inventar Nr. 1957. 52. – (S. 39)



1



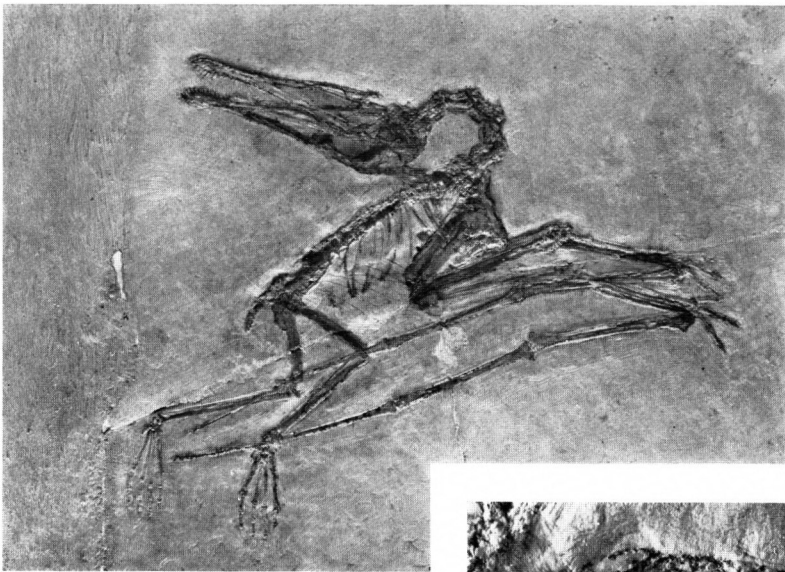
2



3

Tafel 8

- Fig. 1–2: *Pterodactylus elegans* WAGNER. – Original zu ZITTEL 1882, Neotypus, Exemplar Nr. 45, Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt; Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. 1875 XIV 501; – (S. 49)
Fig. 1: Gesamtansicht, natürliche Größe
Fig. 2: Schädel, $\times 3$
- Fig. 3: *Pterodactylus elegans* WAGNER. – Exemplar Nr. 48, Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt. – natürliche Größe; – Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Inventar Nr. A/ III 100. – (S. 52)
- Fig. 4: *Pterodactylus elegans* WAGNER. – Original zu ZITTEL 1882, Exemplar Nr. 46; Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt; – natürliche Größe. – Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. 1867 II 1. (S. 48)



1

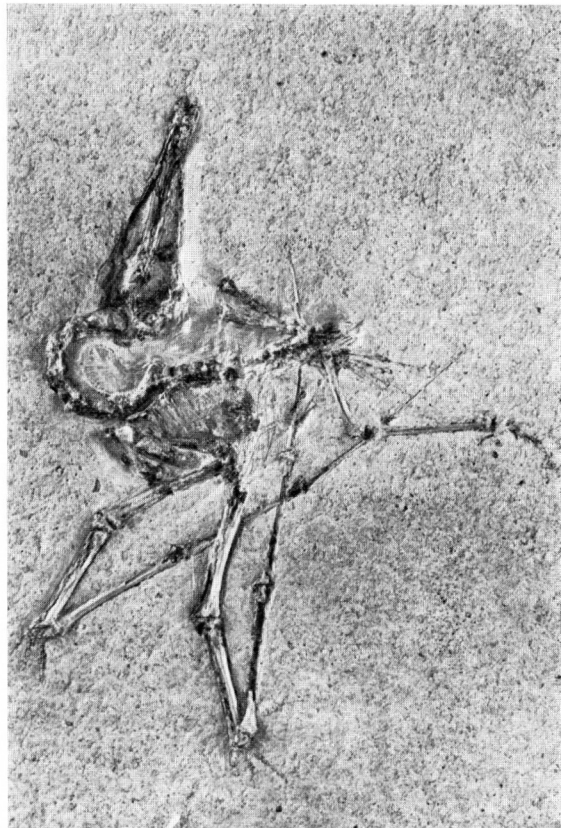


2

3



4



Tafel 9

Fig. 1-2: *Pterodactylus elegans* WAGNER. – Exemplar Nr. 49, Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt, Blumenberg; – Museum Bergér, Harthof bei Eichstätt; – (S. 52)

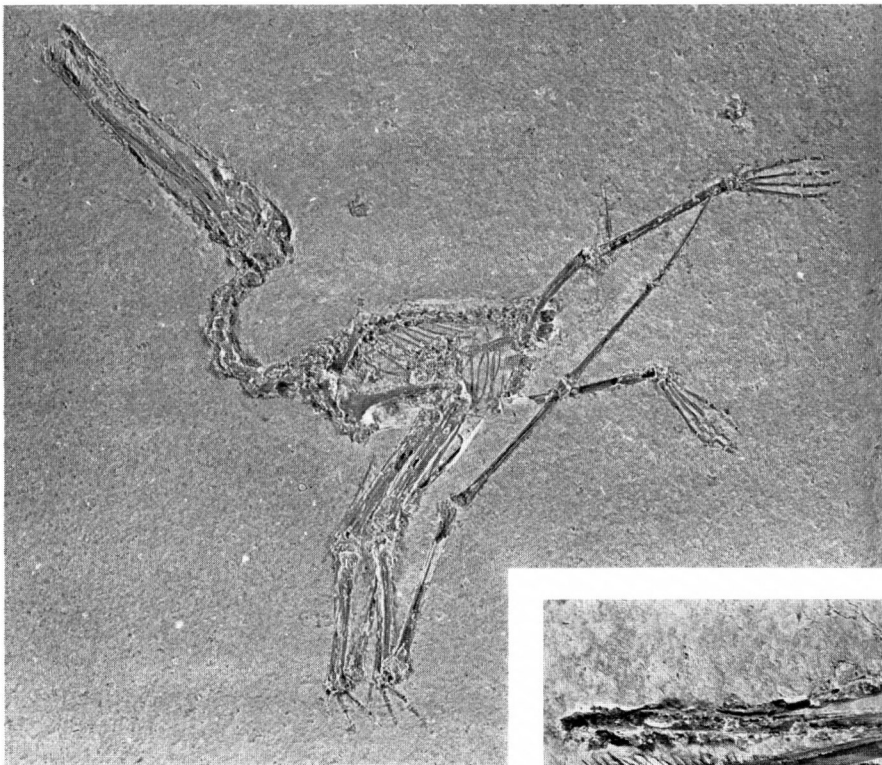
Fig. 1: Gesamtansicht, natürliche Größe

Fig. 2: Schädel, $\times 2$

Fig. 3-4: *Pterodactylus elegans* WAGNER. – Exemplar Nr. 51, Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt, Blumenberg; – Museum Bergér, Harthof bei Eichstätt. – (S. 53)

Fig. 3: Gesamtansicht, natürliche Größe

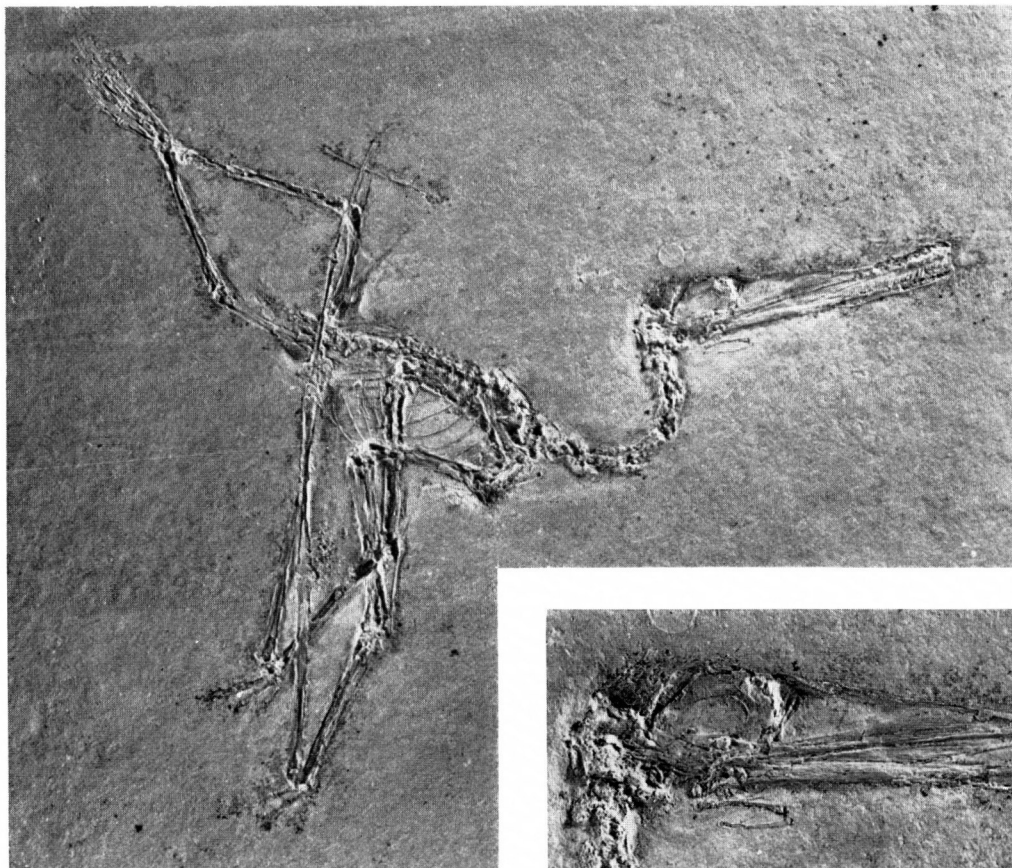
Fig. 4: Schädel, $\times 2$



1



2



3



4

Tafel 10

- Fig. 1: *Pterodactylus elegans* WAGNER. – Exemplar Nr. 52, Solnhofener Plattenkalke Eichstätt; natürliche Größe; Geologisches Institut der Universität Erlangen; – (S. 53)
- Fig. 2: *Germanodactylus cristatus* (WIMAN). – Holotypus, Original zu PLIENINGER 1901; Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt; Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. 1892 IV 1; Exemplar Nr. 61; Schädel, natürliche Größe; (vgl. Abb. 12, S. 65)



1

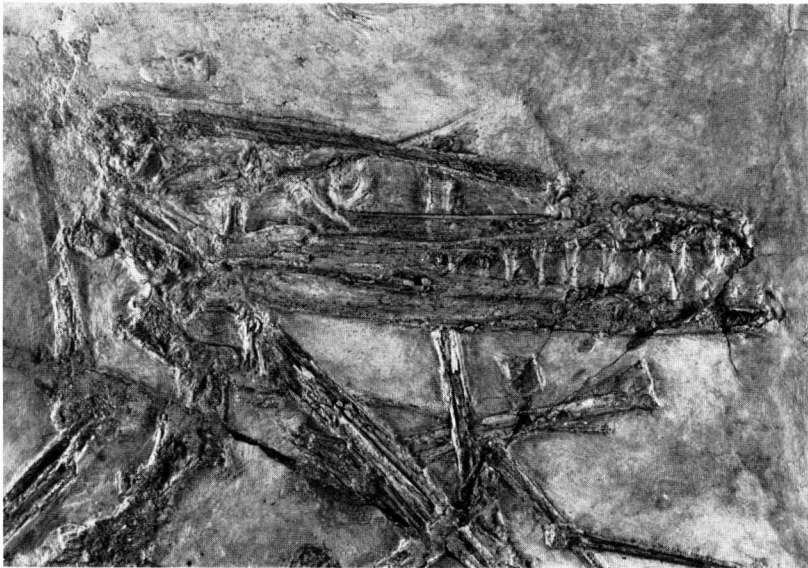
2



T 3*

Tafel 11

- Fig. 1–2: *Germanodactylus rhampastinus* (WAGNER). – Holotypus, Exemplar Nr. 64, Original zu WAGNER 1851, Mörsheimer Schichten, Daiting; Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. AS I 745. – (S. 66)
Fig. 1: Schädel, $\frac{1}{2}$ natürlicher Größe
Fig. 2: Sacrum und Becken, natürliche Größe
- Fig. 3: *Ctenochasma gracile* OPPEL. – Exemplar Nr. 66, Oberkiefer von oben; Solnhofener Plattenkalke, Solnhofen; Philosophisch-Theologische Hochschule Eichstätt; – natürliche Größe. – (S. 72)
- Fig. 4: *Pterodactylus longicollum* H. v. MEYER. – Exemplar Nr. 57, $\frac{1}{3}$ natürlicher Größe; Solnhofener Plattenkalke, Schamhaupten; Philosophisch-Theologische Hochschule Eichstätt. – (S. 58)



1



2



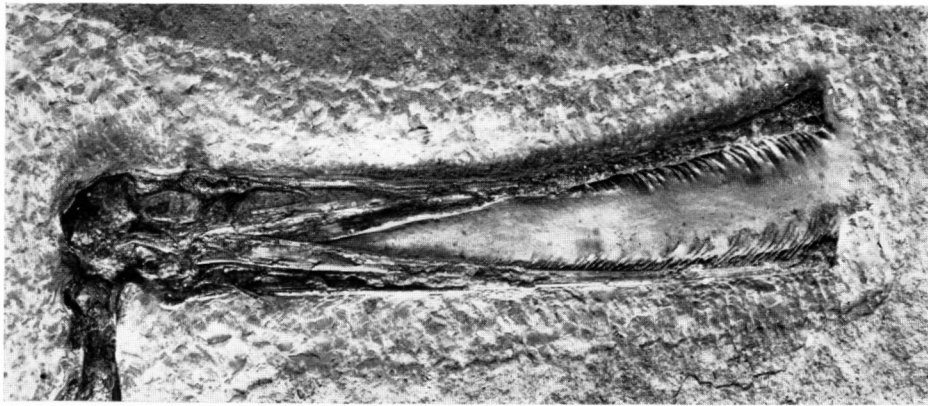
3

4



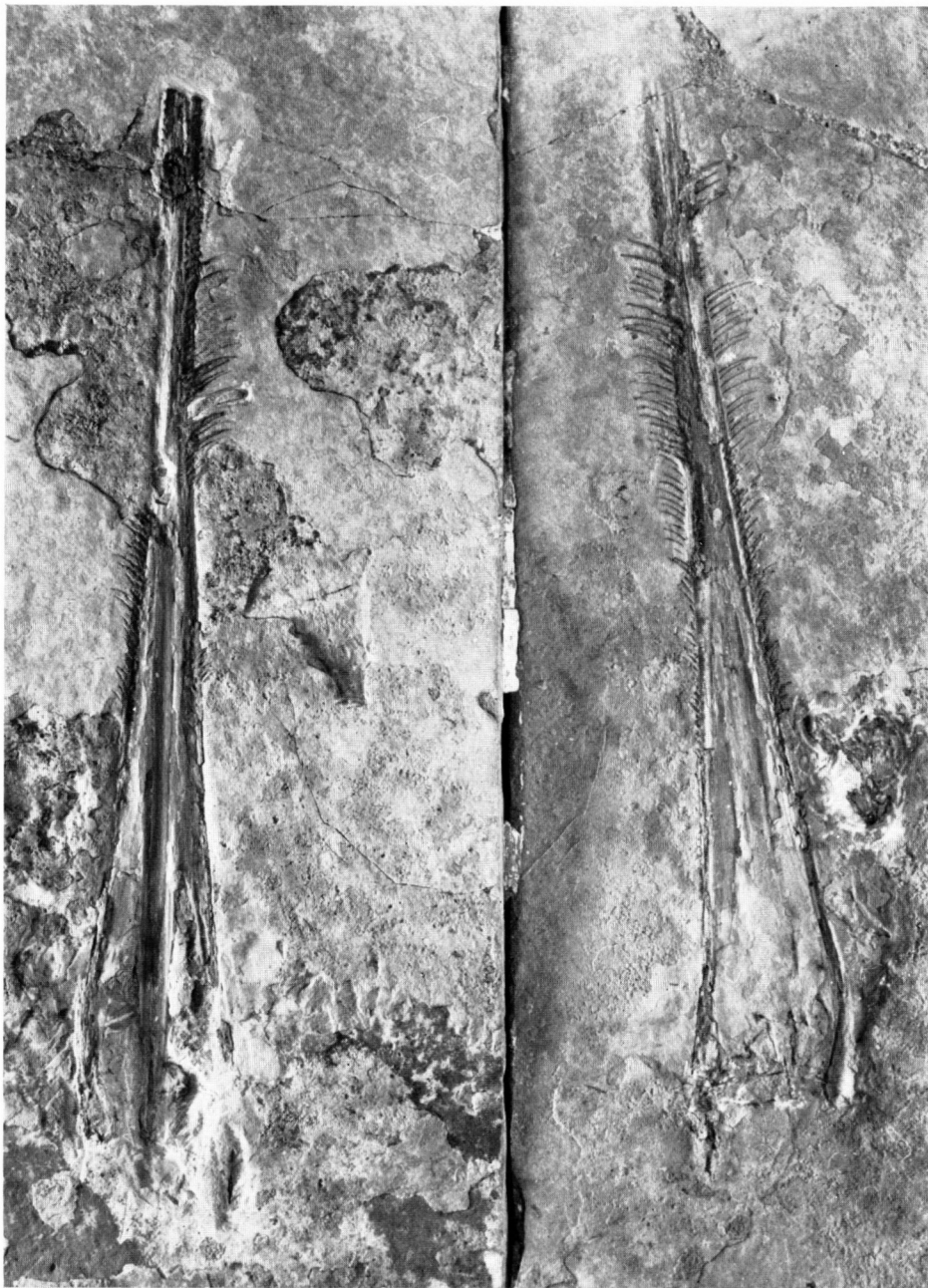
Tafel 12

- Fig. 1: *Ctenochasma gracile* OPPEL. – Original zu BROILI 1936, Schädel, natürliche Größe, Solnhofener Plattenkalke, Wintershof bei Eichstätt; Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. 1935 I 24, Exemplar Nr. 65. – (S. 71)
- Fig. 2: *Ctenochasma gracile* OPPEL. – Holotypus, Original zu BROILI 1919, Exemplar Nr. 68, Oberkiefer, Platte und Gegenplatte, natürliche Größe; Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt; Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. AS VI 30. – (S. 71)



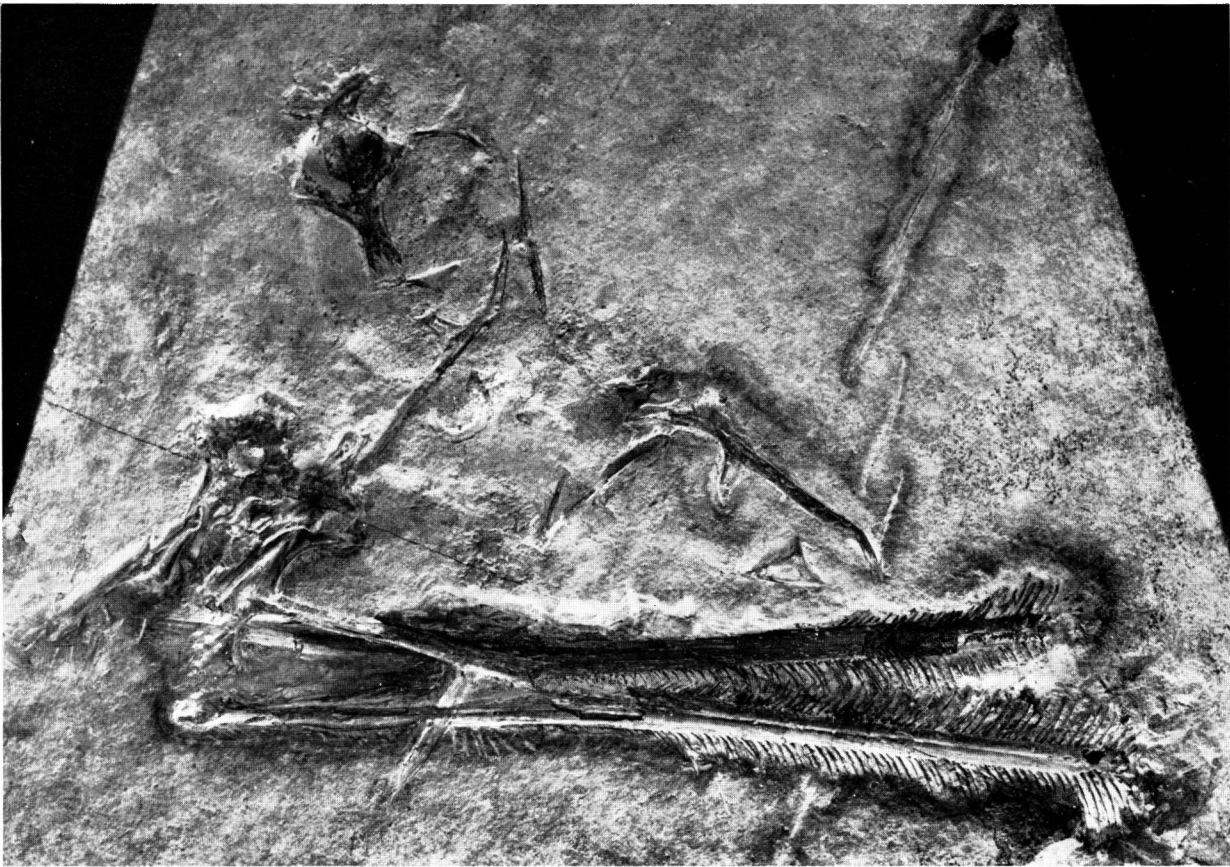
1

2



Tafel 13

- Fig. 1: *Ctenochasma gracile* OPPEL. – Original zu BROILI 1924, Exemplar Nr. 67, natürliche Größe; Solnhofener Plattenkalke, „Solnhofen“; Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. 1920 I 57. – (S. 71)
- Fig. 2: „*Pterodactylus*“ sp. – Flugarm, $\frac{1}{3}$ natürlicher Größe, Exemplar Nr. 78; Solnhofener Plattenkalke, Schernfeld bei Eichstätt; Philosophisch-Theologische Hochschule Eichstätt, Inventar Nr. 1963 1 a. – (S. 84)



1



2

Tafel 14

- Fig. 1–2: *Gnathosaurus subulatus* H. v. MEYER. – Exemplar Nr. 70, Solnhofener Plattenkalke Eichstätt; Philosophisch-Theologische Hochschule Eichstätt, Inventar Nr. 1951. 84. – (S. 75)
Fig. 1: Schädelunterseite, vorderer Teil des Oberkiefers von oben, $\frac{2}{3}$ natürlicher Größe
Fig. 2: freigelegte Teile der Schädeloberseite, $\frac{2}{3}$ natürlicher Größe
Fig. 3: *Gnathosaurus subulatus* H. v. MEYER. – Holotypus, Original zu v. MEYER 1834, Unterkiefer, natürliche Größe; Solnhofener Plattenkalke, Solnhofen; Bayer. Staatssammlung München, Inventar Nr. AS VII 369. – Exemplar Nr. 69. – (S. 74)

