

Zbl. Geol. Paläont. Teil II	2004	Heft 3/4	S. 249 bis 279	Stuttgart 2005
--------------------------------	-------------	----------	-------------------	----------------

(Probeabdruck – Seitenzahlen nicht original)

Literaturbericht

Pterosauria 2000-2003

H. Haubold, Halle a. d. Saale

Die letzte Übersicht **Pterosauria** erschien in vorliegender Zeitschrift, 2001 (3/4), Ref. Nr. 333-341, und berücksichtigte Arbeiten bis zum Erscheinungsjahr 2000. Seitdem haben sich die Aktivitäten um diese Gruppe intensiviert. Konzentriert findet sich ein Teil der aktuellen Ergebnisse in einem Sammelwerk, herausgeben von BUFFETAUT & MAZIN (2003). Hinzu kommen zahlreiche weitere Arbeiten. Diese haben bis zum Abschluß des Berichtes nicht alle im Original vorgelegen, sie sind aber mit den darin neu beschriebenen Taxa in der folgenden Übersicht weitgehend berücksichtigt und die Zitate am Ende des Berichtes aufgeführt. Die Anzahl neuer Taxa, welche in den Jahren 2000 bis 2003 beschrieben worden sind, kann als ein weiterer Gradmesser für die Ergebnisse der Studien gelten und ist darüber hinaus eventuell das Vorzeichen für einen Daten- und Erkenntniszuwachs über „Flugsaurier“ mit offenbar steigender Tendenz.

Neue Taxa Gattungen und Arten

- Austriadactylus* DALLA VECCHIA, WILD, HOPF & REITNER, 2002, Rhamphorhynchoidea
A. cristaus DALLA VECCHIA et al., 2002, Ober-Trias, Norium, Seefelder Schichten, Tirol, Österreich
Coloborhynchus spielbergi VELDMEIJER, 2003, Unter-Kreide, Albium, Sanata-Formation, Romualdo-Member, Chapada do Araripe
Domeykodactylus MARTILL, FREY, CHONG DIAZ & BELL, 2000, Dsungaripteridae
D. ceciliae MARTILL et al., 2000, Unter-Kreide, Anden, Chile
Beipiaopterus chenianus LU, 2003
B. chenianus LU, 2003, Unter-Kreide, Liaoning, China
Sinopterus gui LI, LU & ZHANG et al., 2003, und
Sinopterus dongi WANG & ZHAO, 2003, Tapejaridae, Unter-Kreide, Jiufotang-Formation, Liaoning, China
Haopterus WANG & LU, 2001, Pterodactylidae
H. gracilis WANG & LU, 2001, Unter-Kreide, Yixian-Formation, Sihetun, Liaoning, China
Jeholopterus Wang, Zhou, Zhang & Xu, 2002, Rhamphorhynchoidea
J. ningchengensis WANG et al., 2002, Unter-Kreide, Innere Mongolei, NE China
Chaoyangopterus zhang WANG & ZHAO, 2003, Nyctosauridae
C. zhang WANG & ZHAO, 2003, Unter-Kreide, Jiufotang-Formation, Liaoning, China
Liaoningopterus gui WANG & ZHAO, 2003, Anhangueridae
L. gui WANG & ZHAO, 2003, Unter-Kreide, Jiufotang-Formation, Liaoning, China
Hatzegopteryx BUFFETAUT, GRIGORESCU & CZIKI, 2002, Azhdarchidae
H. thambema BUFFETAUT et al., 2002, Ober-Kreide, Maastrichtium, Densus-Ciula-Formation, Valiora, Transsylvanien, Rumänien
Harpactognathus gentryi CARPENTER, UNWIN, CLOWARD, MILES & MILES, 2003, Rhamphorhynchidae, Scaphognathinae

- H. gentryii* CARPENTER et al., 2003, Ober-Jura, Morrison-Formation, Salt Wash-Member
Ludodactylus sibbicki FREY, MARTILL & BUCHY, 2003, Ornithocheiridae
L. sibbicki FREY et al., 2003, Unter-Kreide, Aptium, Crato-Formation, Araripe-Becken, NE-Brasilien
Tapejara navigans FREY, MARTILL & BUCHY, 2003, Tapejaridae, Unter-Kreide, Aptium, Crato-Fm, NE-Brasilien
Montanazhdarcho MCGOWEN, PADIAN, DE SOSA, & HARMON, 2002, Azhdarchidae
M. minor MCGOWEN et al., 2002, Ober-Kreide, Campanium, Two Medicine-Formation, Montana
Phosphatodraco mauritanicus PEREDA SUBERBIOLA, BARDET, JOUVE, IAROCHENE, BOUYA, & AMAGHZAZ, 2003, Azhdarchidae
P. mauritanicus PEREDA SUBERBIOLA et al., 2003, Ober-Kreide, Phosphat-Ablagerungen, Oulad Abdoun-Becken, Zentral-Marokko
Thalassodromeus KELLNER & CAMPOS, 2002, Tapejaridae
T. sethi KELLNER & CAMPOS, 2002, Unter-Kreide, Albium, Santana-Formation, Romulodo-Member, NE-Brasilien
Istiodactylus HOWSE, MILNER & MARTILL, 2001, für *Ornithodesmus latidens* HOOLEY, 1913, Unter-Kreide, Wealden, Isle of Wight
Pterorhynchus CZERKAS & JI, 2002, Rhamphorhynchidae
P. wellnhoferi CZERKAS & JI, 2002, Mittel- bis Ober-Jura, Haifangou-Formation, Chefeng-County, Innere Mongolei, China
Utahdactylus CZERKAS & MICKLESON, 2002, Rhamphorhynchoidea
U. kateae CZERKAS & MICKLESON, 2002, Ober-Jura, Morrison-Formation, Tidwell-Member, Utah

Supragenerische Taxa

Namen für Nodes und Klades (vgl. auch Abb. 1, Tab. 1)

- Asicoganthidae** KELLNER, 2003 (*Batrachognathus* + *Dendrorhynchoides*)
Novialoidea KELLNER, 2003, der letzte gemeinsame Ahne von *Campylognathoides* und *Quetzalcoatlus* und alle Nachfahren
Macronychoptera UNWIN, 2003 (= *Dimorphodon* + *Quetzalcoatlus*) Inhalt: Dimorphodontidae, Anurognathidae, Campylognathoididae, Rhamphorhynchidae, Pterodactyloidea
Caelidracones UNWIN, 2003 (*Anurognathus* + *Quetzalcoatlus*) Inhalt: Anurognathidae, Campylognathoididae, Rhamphorhynchidae, Pterodactyloidea
Lonchognatha UNWIN, 2003 (= *Eudimorphodon* + *Rhamphorhynchus*) Inhalt: Campylognathoididae, Rhamphorhynchidae, Pterodactyloidea
Breviquartossa UNWIN, 2003 (= *Rhamphorhynchus* + *Quetzalcoatlus*) Inhalt: Rhamphorhynchidae, Pterodactyloidea
Euornithocheira UNWIN, 2003 (= *Ornithocheirus* + *Pteranodon*) Inhalt: Ornithocheiridae, Pteranodontidae, *Nyctosaurus*
Lophocratia UNWIN, 2003 (= *Pterodaustro* + *Quetzalcoatlus*) Inhalt: Ctenochasmatoidea + Dsungaripteroidea + Azhdarchoidea
Euctenochasmatia UNWIN, 2003 (*Pterodactylus kochi* + *Pterodaustro*) Inhalt: *Pterodactylus*, Lonchodectidae, Ctenochasmatidae
Neoazhdarchia UNWIN, 2003 (= *Tupuxuara* + *Quetzalcoatlus*) Inhalt: *Tapejara*, *Tupuxuara*, Azhdarchidae

Zentrale Aspekte in den Studien über Pterosaurier sind zunehmend funktionelle, physiologische und ökologische Fragestellungen. Ein Schlüssel für Fortschritte dazu sind Exemplare mit erhaltenen Hinweisen auf Weichteile, bei deren Erschließung haben nicht zuletzt qualifizierte präparative Methoden Bedeutung. Natürlich sind diese Erkenntnisse stets auch in dem taxonomischen und stammesgeschichtlichen Rahmen zu betrachten. Denn insbesondere dadurch wird der vielleicht immer noch verbreitete Irrtum ausgeräumt, wonach die Pterosaurier

eine recht uniforme Tiergruppe waren, die sich bestenfalls auf zwei Grundbaupläne reduziert, die Rhamphorhynchoidea und Pterodactyloidea. Aus der inzwischen bekannten Anzahl von Gattungen und Arten und der phylogenetischen Analyse dieser Formen folgen Hinweise auf Diversität und evolutive Trends nach denen die Herausbildung eben dieser Diversität verständlicher wird. Als limitierend erweist sich bei den Pterosauriern dabei noch immer der höchst unvollständige Fossil-Bericht. Aus nur sehr wenigen Vorkommen in Ober-Jura, Unter- und Ober-Kreide stammt die Mehrzahl der Funde, ein wichtiger Zuwachs ist aber neuerdings in der Ober-Trias zu verzeichnen. In diesem Kontext sind phylogenetische Analysen ein wirksames Hilfsmittel, um einerseits die lückenhaften Befunde in ihren verwandtschaftlichen Relationen zu rekonstruieren, und andererseits die Vielfalt der Pterosaurier wenigstens in ersten Ansätzen erfassen zu können. Erste phylogenetische Analysen dieser mesozoischen Reptilgruppe wurden seit Mitte der 1980er Jahre vorgenommen, und 2003 liegen nun in Weiterentwicklung vorangehender Studien zwei unabhängige Hypothesen zur Phylogenie und evolutiven Geschichte der Pterosaurier vor, von ALEXANDER W. A. KELLNER (Ref. xxx) und DAVID M. UNWIN (Ref. xxx). Beide Arbeiten reflektieren in ihrer Unterschiedlichkeit den erreichten Stand in der Erforschung der Gruppe aber ebenso die offenen Fragen. Da in den Referaten die jeweilige Position des Autors dargelegt ist, soll hier eine wertfreie vergleichende Gegenüberstellung erfolgen, Abb. 1 und Tab. 1. Insgesamt wird transparent, wie nach den aktuell bekannten Formen durch die jeweils getroffene und entsprechend begründete Auswahl der überlieferten anatomischen Merkmale recht unterschiedliche Hypothesen zur Phylogenie formuliert worden sind. Es liegt nahe, die Gründe für die Differenz weniger in der Mehrdeutigkeit der Befunde oder gar in der kladistischen Methodik als vielmehr in dem lückenhaften Beleg der Gruppe insgesamt zu sehen.

Ein interessanter und ergänzender Aspekt zur Kenntnis der „Flugsaurier“ sind die zunehmenden Entdeckungen von Pterosaurier-Fährten. Deren Deutung hat sich in den letzten Jahren nach einigen Differenzen stabilisiert. Die als *Pteraichnus* bestimmten Fährten können mit hinreichender Begründung nach Morphologie und Verbreitung, vom Ober-Jura bis zur obersten Kreide mit Pterodactyloiden korreliert werden. Bedeutsam sind die aus den Fährten abgeleiteten Hinweise zur quadrupeden terrestrischen Bewegungsweise und Körperhaltung der Pterodactyloiden. Durch quantitativ reichhaltige Funde, insbesondere im Ober-Jura von SW-Frankreich ist *Pteraichnus* darüber hinaus gleichsam ein Musterbeispiel für Fragen von Ichnotaxonomie und die Korrelation der Fährten von Tetrapoden mit dem osteologischen System.

Ein neues Ichnotaxon, *Haenamichnus uhangriensis* HWANG et al., 2002, aus der Ober-Kreide von SW Korea, wird zur Familie Azhdarchidae gestellt. Generell erweisen sich nach bisheriger Kenntnis die nahezu weltweit und inzwischen häufig bekannten Fährten der Pterodactyloiden in der Morphologie der Eindrücke als sehr einheitlich. Um so variabler sind dagegen die Fährtenmuster. Das kann nichts geringeres bedeuten, als der Hinweis auf eine bislang kaum vermutete und künftig erst noch näher zu verstehende terrestrische Mobilität der „Flugsaurier“.

Tab. 1: Vergleichende Übersicht der systematischen Gliederung der Pterosauria nach den phylogenetischen Analysen von KELLNER (2003, Ref. 302) und UNWIN (2003, Ref. 317).

Bei den basalen Formen fällt die unterschiedliche Position von **Anurognathidae**, **Preondactylus**, **Scaphognathus** und **Sordes** auf. Innerhalb der Pterodactyloidea ist in den Darstellungen vor allem die Position von **Germanodactylus**, **Nyctosaurus**, **Pteranodon** und **Pterodactylus** relativ inkompatibel. (→ folgende Seite)

KELLNER 2003	UNWIN 2003
<p>1. PTEROSAURIA</p> <p>2. 3. Anurognathidae: <i>Anurognathus</i>, <i>Batrachognathus</i>, <i>Dendrorhynchoides</i></p> <p>4. Sordes,</p> <p>5. Scaphognathus, <i>Preondactylus</i></p> <p>6. <i>Dorygnathus</i></p> <p>7. <i>Dimorphodon</i> 8. <i>Peteinosaurus</i></p> <p>9. NOVIALOIDEA</p> <p>10. Campylognathoididae: <i>Campylognathoides</i>, <i>Eudimorphodon</i></p> <p>11. Rhamphorhynchidae + Pterodactyloidea</p> <p>12. Rhamphorhynchidae: <i>Rhamphorhynchus</i></p>	<p>1. PTEROSAURIA</p> <p>Preondactylus + 2. MACRONYCHOPTERA: Dimorphodontidae: <i>Dimorphodon</i>, <i>Peteinosaurus</i> +</p> <p>3. CAELIDRACONES: Anurognathidae: <i>Anurognathus</i>, <i>Batrachognathus</i>, <i>Dendrorhynchoides</i>, <i>Jeholopterus</i> +</p> <p>4. LONCHOGNATHA: Campylognathoididae: <i>Campylognathoides</i>, <i>Eudomorphodon</i> +</p> <p>5. BREVIQUARTOSSA (Rhamphorhynchidae + Pterodactyloidea)</p> <p>6. Rhamphorhynchidae: <i>Angustinaripterus</i>, <i>Dorygnathus</i>, <i>Nesodactylus</i>, <i>Parapsicephalus</i>, <i>Rhamphocephalus</i>, <i>Rhamphorhynchus</i>, Scaphognathus, Sordes</p>
<p>13. PTERODACTYLOIDEA (Archaeopterodactyloidea + Dsungaripteroidea)</p> <p>14. Archaeopterodactyloidea:</p> <p>15. Pterodactylus,</p> <p>16. Germanodactylus</p> <p>17. Ctenochasmatidae + Gallodactylidae</p> <p>18. Ctenochasmatidae: <i>Ctenochasma</i>, <i>Pterodaustro</i></p> <p>19. Gallodactylidae: <i>Gallodactylus</i>, <i>Cycnorhamphus</i></p> <p>20. DSUNGARIPTEROIDEA (Nyctosauridae + Ornithocheiroidea)</p> <p>21. Nyctosauridae: Nyctosaurus</p> <p>22. ORNITHOCHEIROIDEA (Pteranodontoidea + Tapejaroidea)</p> <p>23. Pteranodontoidea: Pteranodon,</p> <p>24. <i>Istiodactylus</i>, 25. <i>Ornithocheirus</i>, , 26. Anhangueridae: <i>Tropeognathus</i>,</p> <p>27. <i>Anhanguera</i></p> <p>28. TAPEJAROIDEA (Dsungaripteridae + Azhdarchoidea)</p> <p>29. Dsungaripteridae: <i>Dsungaripterus</i>, „<i>Phobetor</i>, <i>Noripterus</i></p>	<p>7. PTERODACTYLOIDEA (Ornithocheiroidea + Lophocratia)</p> <p>8. ORNITHOCHEIROIDEA: <i>Istiodactylus</i> +</p> <p>9. EUORNITHOCHEIRA: Ornithocheiridae: <i>Anhanguera</i>, <i>Brasileodactylus</i>, <i>Coloborhynchus</i>, <i>Haopterus</i>, <i>Ornithocheirus</i> +</p> <p>10. Pteranodontia: Nyctosaurus + Pteranodontidae: <i>Ornithostoma</i> + Pteranodon</p> <p>11. LOPHOCRATIA (Ctenochasmatoidea + Dsungaripteroidea + Azhdarchoidea)</p> <p>12. CTENOCHASMATOIDEA <i>Cycnorhamphus</i> +</p> <p>13. EUCTENOCHASMATIA: Pterodactylus, Lonchodectidae: <i>Lonchodectes</i>, Ctenochasmatidae: <i>Ctenochasma</i>, ?<i>Eosipterus</i>, <i>Pterodaustro</i>, <i>Cearadactylus</i>, <i>Gnathosaurus</i>, <i>Huanhepterus</i>, <i>Plataleorhynchus</i></p> <p>14. DSUNGARIPTEROIDEA: Germanodactylus + <i>Herbstosaurus</i>, <i>Kepodactylus</i>, <i>Normannognathus</i>, <i>Tendaguripterus</i> + Dsungaripteridae: <i>Domeykodactylus</i>, <i>Dsungaripterus</i>, <i>Noripterus</i>, „<i>Phobetor</i>“</p>
<p>30. AZHDARCHOIDEA</p> <p>31. Tapejaridae: <i>Tupuxuara</i>,</p> <p>32. <i>Tapejara</i></p> <p>33. Azhdarchidae: <i>Azhdarcho</i>, <i>Quetzalcoatlus</i></p>	<p>15. AZHDARCHOIDEA:</p> <p>Tapejaridae: <i>Tapejara</i> +</p> <p>16. NEOAZHDARCHIA: <i>Tupuxuara</i> + Azhdarchidae: <i>Arambourgiania</i>, <i>Azhdarcho</i>, <i>Montanazhdarcho</i>, <i>Quetzalcoatlus</i>, <i>Zhejiangopterus</i></p>

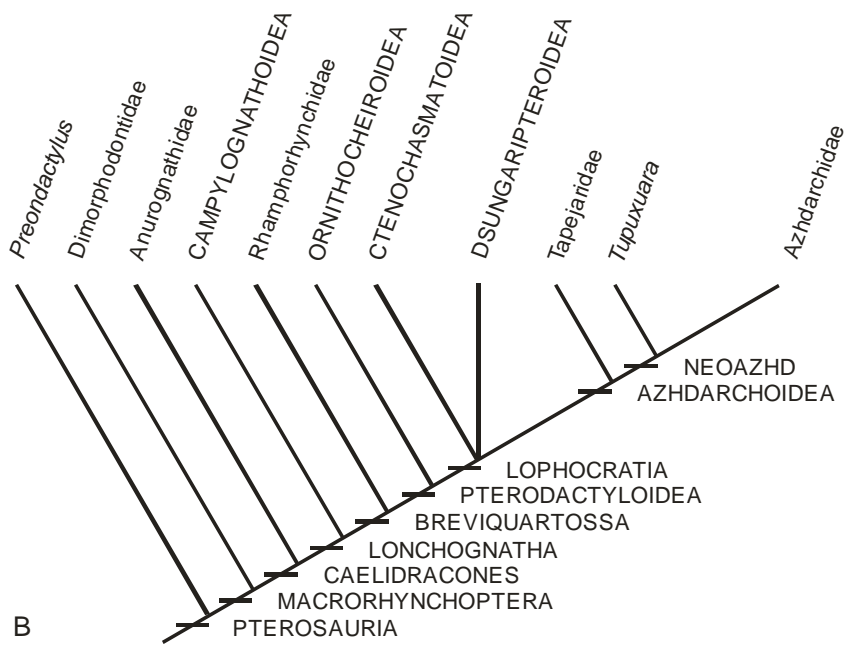
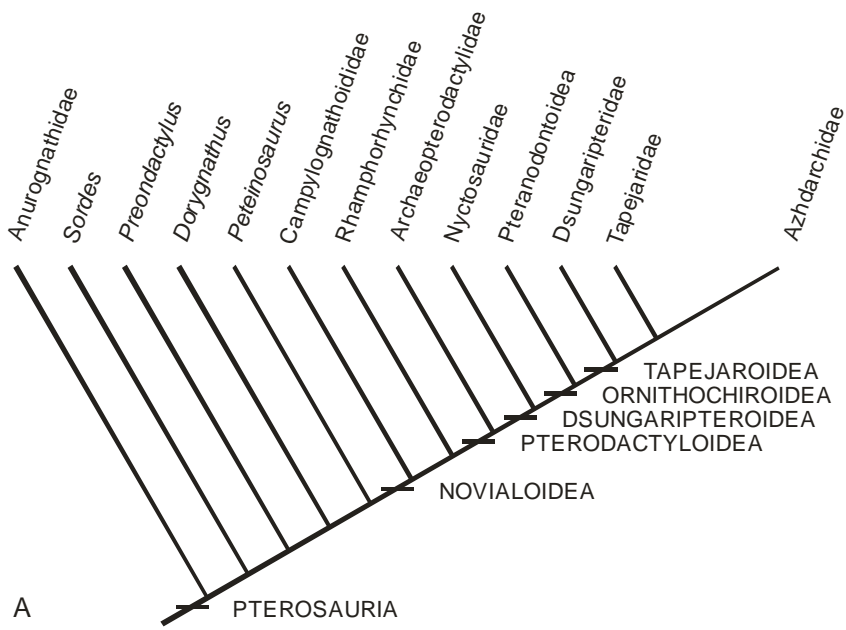


Abb. 1 Hypothesen zur Phylogenie der Pterosauria: A nach KELLNER (2003, Ref. 302) und B nach UNWIN (2003, Ref. 317). Die Darstellungen sind nach den Ergebnissen und Darstellungen der Verf. formal-graphisch einheitlich umgesetzt (vgl. auch Tab. 1).

Referate 278 - 332

278. **Bennett, S. C.** (2000): Pterosaur flight: the role of actinofibrils in wing function. – *Historical Biology*, **14**: 255-284, 11 Fig.

Die schmale Flugmembran der Pterosaurier, das Patagium, besteht aus einer dünnen dehnbaren Haut mit schmalen Strukturfasern, den sog. Aktinofibrillen. Diese sind in einer radialen Anordnung posterodistal gerichtet. Angesichts der recht unterschiedlichen Deutungen der Aktinofibrillen legt Verf. zunächst die Verteilung derselben auf die einzelnen Bereiche des Patagiums dar. In Anlehnung an vorangehende Darlegungen gibt es ergänzende Hinweise zu Ausdehnung, Zusammensetzung des Patagiums sowie zum Ansatz des Brachypatagiums an die Vorderextremität. Die wesentliche Funktion der Aktinofibrillen wird im Spreizen und Spannen der Flughaut gesehen. Aus dem Vorhandensein der Aktinofibrillen nur im distalen Teil des Brachypatagiums liegt die Begründung für die Spreizfunktion. Im Unterschied zu Vögeln konnten Pterosaurier Vorder- und Hinterextremitäten sowohl beim Fliegen als auch bei der Bewegung am Boden einsetzen. Das bedeutet, alle Extremitäten kontrollierten das Patagium. Insgesamt liegt durch die Aktinofibrillen bei Pterosauriern eine unikale Kombination von Fliegen und aufrechtem Gang. Wobei die Flügel nur vom vierten Handzehl gestützt wird und die Zehen I bis III für den quadrupeden Gang zur Verfügung stehen.

279. **Bennett, S. C.** (2001): The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. – *Palaeontogr.*, **A 260** (1-6): 1-153, 128 Fig., 12 Tab.; Stuttgart.

Die zwei Teile publizierte Arbeit ist zunächst eine umfangreiche monographische Beschreibung der Osteologie von *Pteranodon* aus der Niobrara- und Pierre-Formation in Nordamerika. Durch die umfassende Untersuchung des vorzüglich erhaltenen Materials von über 1100 Exemplaren aus der Niobrara-Formation ergeben sich ergänzende Erkenntnisse zur Ausbildung von Sternum, Gastralia, Carpus und Pteroid. Nach der stratigraphischen Verteilung kommt *P. sternbergi* im Coniacium und Santonium und *P. longiceps* im Santonium und Campanium vor. In einem weiteren Teil sind Größe und Proportionen behandelt. Bemerkenswert ist das negative allometrische Wachstum der Tibia im Verhältnis zum Femur. Das bedeutet, die Tibia ist bei großen Individuen 11% kürzer als bei kleinen. Etwas geringere allometrische Differenzen weisen andere Elemente auf. Von allgemeinem Interesse sind die Daten zur Spannweite. Nach den größten, allerdings unvollständigen Exemplaren ergeben sich Werte über 6 m. Ein Exemplar aus dem Pierre-Shale mit Radius und Ulna erreichte nach den Berechnungen 7,25 m Spannweite. Im dritten Teil werden Flugweise, Bewegung am Boden, Ernährungsweise sowie die Pneumatizität des Skelettes beschrieben. Grundlage der Analyse der Flugeigenschaften ist das Flügelskelett, die Gelenke, das Patagium sowie der Schwanz. Wesentlich für die Kontrolle des Fluges waren offenbar allein die Flügel, und nicht, wie vielfach angenommen, der Schädel mit dem ausgedehnten Knochenkamm. Fähigkeiten zum Manövrieren werden generell positiver eingeschätzt. Im Kontext damit sind auch die Begründungen der bipeden Bewegung an Land sowie die Fähigkeit zum Schwimmen, Tauchen und vor allem dem Start von der Wasseroberfläche zu sehen. Vor allem ergeben sich modifizierte Vorstellungen zur Ernährung von Fischen. *Pteranodon* hat nicht nach dem Pelikan-Modell im Flug gefischt, sondern auf der Oberfläche schwimmend und sogar tauchend. Eine wichtige Voraussetzung dafür ist die Möglichkeit, die Flügel vollständig zu falten. Die vielfach pneumatischen Teile des Skelettes werden unter den Aspekten von Gewichtsreduktion, Thermoregulation sowie respiratorischem Gasaustausch diskutiert. Durch die sehr fixierte bzw. invariable Position der pneumatischen Foramen können diese als taxonomische Merkmale dienen.

280. **Bennett, S. C.** (2002): Soft tissue preservation of the cranial crest of the pterosaur *Germanodactylus* from Solnhofen. – *J. Vertebr. Paleont.*, **22** (1): 43-48, 2 Abb., 1 Tab., Lawrence, Kansas.

Ein Exemplar im Museum of Comparative Zoology aus der Solnhofen-Formation besteht aus den Resten eines weitgehend disartikulierten und unvollständigen Skeletts von *Germanodactylus rhamphastinus*. Der zugehörige Schädel ist recht vollständig erhalten mit einer Länge von 151 mm. Beginnend mit dem Kamm des Praemaxillare, etwa in der Mitte des Nasale-Antorbitalforamens, ist weiter aufwärts eine Bedeckung mit Weichteilgewebe erkennbar. Diese leicht gestreifte epidermale Bildung verdoppelt die Höhe des Kammes in Richtung zum dorsalen Rand des Schädels. Nach Untersuchung anderer Exemplare deutet sich an, dass auch die anderen Pterodactylen mit Praemaxillar-Kämmen aus der Solnhofen-Formation ein Weichteilgewebe aufweisen, welches die Höhe des Kammes zu Lebzeiten vergrößert hat. Neben *Germanodactylus* ist dies für *Ctenochasma*, *Gnathosaurus* und für *Pterodactylus longicollum* anzunehmen, d.h. der Kamm erweist sich bei diesen Formen als homolog. Die Ausnahme, also die Form ohne einen solchen Kamm, ist nach phylogenetischen Überlegungen lediglich *Cycnorhamphus*. Darüber hinaus ist ein entsprechender Kamm bei diversen weiteren Pterodactylen anzunehmen und in Ansätzen sogar nachzuweisen. Nach Auffassung des Verf. waren die gestreiften praemaxillaren Kämmen mit Horn bedeckt und sind offenbar eine ontogenetisch späten Bildung, deren Funktion vor allem in einer Signalwirkung zu sehen ist.

281. **Bennett, S. C.** (2003): New crested specimens of the Late Cretaceous pterosaur *Nyctosaurus*. - *Paläont. Z.*, **77** (1): 61-75, 6 Abb.; Stuttgart.

Zwei neu gefundene Exemplare von *Nyctosaurus* stammen aus der Niobrara-Formation von Kansas. Sie bestehen jeweils aus einem disartikulierten Skelett mit diversen Teilen vom Schädel. Als wichtige Ergänzung zur Kenntnis der Gattung wird ein großer und ausgedehnter Schädelkamm beschrieben. Diese Ausbildung spricht im Vergleich zu den bisher bekannten Exemplaren für adulte Formen. Vermutlich bildete sich der Schädelkamm erst in einem ontogenetisch späten Stadium. Die Funktion des Kammes wird im Rahmen der Pterodactylen vergleichend diskutiert.

282. **Bennett, S. C.** (2003): A survey of pathologies of large pterodactyloid pterosaurs. - *Palaeontol.*, **46** (1): 185-196, 5 Abb., 1 Tab.; London.

Sammlungen mit umfangreichen Material von *Pteranodon* aus der Niobrara-Formation und Pterodactyloiden dem Cambridge-Grünsand hat Verf. systematisch auf pathologische Bildungen gesichtet. Ein einzelner Befund liegt zu *Santanadactylus araripensis* aus der Santana-Formation. Nachweisbar sind Arthritis, Necrosen, Überwüchse an Knochen sowie verheilte Frakturen. An vier Exemplaren aus dem Cambridge-Grünsand betraf Osteo-Arthritis die Handgelenke. Bei *Pteranodon* liegen dagegen vor allem deformierte Knochen und Schwellungen als Folge von Verletzungen vor. Die wenigen Fälle verheilter Frakturen betrafen nur Elemente in peripherer Lage zum Flugapparat, wie die vierte Flügelphalange und eine Fußphalange. Insgesamt deuten die dokumentierten Bildungen auf eine aktive und turbulente bis „ruppige“ Lebensweise der Pterodactyloiden hin. Die Tiere konnten Verletzungen aber offenbar erfolgreich ausheilen, soweit diese nicht die Flugfähigkeit beeinträchtigt haben.

283. **Bennett, S. C.** (2003): Morphological evolution of the pectoral girdle of pterosaurs: myology and function. - In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 191-215, 14 Abb., 1 Tab.

Unter Einbeziehung von Daten nahestehender Arten und Gattungen rekonstruiert Verf. die Schulterregion mit Muskulatur für *Campylognathoides* als Repräsentanten der Rhamphorhynchoiden und für *Anhanguera* als Pterodactyloiden. Von besonderer Bedeutung für die Myologie erweist sich die Artikulation der Scapula mit den Neuralfortsätzen der Dorsalia

und der Komplex des Schultergürtels kann als einmalig unter den Tetrapoden gelten. Gegenüber der primitiven Situation der Rhamphorhynchoiden stellt der abgeleitete Schultergürtel des Clades großer Pterodactyloiden offenbar einen synapomorphen Komplex dar. Das bedeutet, große Formen haben sich vermutlich nicht konvergent in verschiedenen Linien der Pterosaurier herausgebildet. Die Anatomie des Schultergürtels ist ein Argument für den monophyletischen Status der Dsungaripteroidea mit Nyctosauridae, Anhangueridae, Pteranodon, Dsungarpteridae, Tapejaridae und Azhdarchidae (in Anlehnung an KELLNER 2003, Ref. xxx, aber im Kontrast zu UNWIN 2003, Ref. xxx). Dabei ist eine kladistische Analyse der Pterodactyloidea nicht das Anliegen der Arbeit, dennoch werden diese Fragen und die entsprechenden Merkmalskombinationen diskutiert. Entscheidend ist hierbei die Kenntnis der nächsten Verwandten der Dsungaripteroidea unter jenen Pterodactyloiden, welche noch den ursprünglichen Schultergürtel der Rhamphorhynchoiden haben.

284. **Billon-Bruyant, J.-P. & Mazin, J.-M.** (2003): The systematic problem of tetrapod ichnotaxa: the case study of *Pteraichnus* STOKES, 1957 (Pterosauria, Pterodactyloidea). – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 315-324, 4 Abb., 1 Tab.

Unter Bezugnahme auf den ICZN wird für die unter *Pteraichnus* bekannten Fährten der Pterosaurier die Relation von Ichnotaxonomie und der Skelett-Taxonomie diskutiert. Die Kriterien, nach denen eine Ichnospezies zu begründen ist, betreffen 1) die Eindruckmorphologie, welche die Anatomie der Autopoden reflektiert, 2) das Fährtenmuster mit einer Information zur lokomotorischen Dynamik des Erzeugers, und untergeordnet 3) dynamische Merkmale zur Interaktion zwischen der Bewegung des Erzeugers und dem Substrat. Wenn Fährten die Reflektion der Anatomie der Autopoden und der funktionalen Morphologie des Fährtentieres sind, dann ist die Morphologie der Eindrücke und deren Position im Verlauf der Fährte von der Evolution der Tetrapoden-Lokomotion abhängig. Bei der Anwendung dieser Zusammenhänge auf *Pteraichnus* ist zunächst die stratigraphische Reichweite des Ichnotaxons überraschend, und eine Verbreitung vom Ober-Jura bis zur Ober-Kreide kann nicht der Existenz einer bestimmten Gattung entsprechen. Das bedeutet, das Ichnogenus bezieht sich auf Eindrücke verschiedener Arten, Gattungen oder auch Familien der Pterosaurier. Die Revision von *Pteraichnus* ergibt, dass nur die Typusart *Pteraichnus saltwashensis* aus der Morrison-Formation valid ist. Die anderen neuerdings beschriebenen Ichnospezies aus der Unter-Kreide Spaniens sind nomina nuda. *P. stokesi* hat keine diagnostischen Merkmale und ist somit ein jüngeres Synonym von *P. saltwashensis*. *Purbeckopus pentadactylus* gehört vermutlich nicht zu den Pterosauriern. *Agadirichnus elegans* aus dem Maastrichtium von Marokko ist eventuell ein älteres Synonym von *Pteraichnus*. Im Ergebnis ist nur eine Ichnospezies gültig, obwohl *Pteraichnus* potentiell mehrere Ichnospezies enthalten sollte. Die Schwierigkeit liegt aber in der Unterscheidung. Solange diese nicht nach morphologischen Kriterien begründet werden kann, sollten zweifelhafte Eindrücke und Fährten von Pterosauriern weder benannt noch klassifiziert werden. Verf. geben eine Neudefinition von *Pteraichnus* mit der Typusart *P. saltwashensis*. Die stratigraphische Reichweite ist fraglich belegt ab Callovium, und sicher vom Kimmeridgium bis zum Maastrichtium. Das korrespondiert mit der Verbreitung der pterodactyloiden Pterosaurier. Nach den über 30 bekannten Vorkommen ist die geographische Verbreitung von *Pteraichnus* in Amerika, Asien und Europa gesichert. Eine Ichnofamilie Pteraichnidae ist unnötig, weil das Ichnogenus den Typ der Pterosaurier-Fährten hinreichend repräsentiert und zu den Pterodactyloidea zu stellen ist.

285. **Bonde, N. & Christiansen, P.** (2003): The detailed anatomy of *Rhamphorhynchus*: axial pneumaticity and its implications. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 217-232, 9 Abb.

Eine sehr spezialisierte Präparation an einen juvenilen Exemplar von *Rhamphorhynchus muensteri* aus der Solnhofen-Formation von 1891 im Geologischen Museum Kopenhagen hat

die exzellent erhaltene Anatomie zugänglich gemacht. Die vorliegende Untersuchung konzentriert sich auf pneumatisierte Bereiche der Cervicalia, anterioren Dorsalia und des Sternums. So kann erstmals für Pterosaurier der sog. Typ einer camaraten Pneumatisierung. An die nähere Beschreibung schließen sich Diskussionen zur Physiologie und Homologie dieser Bildungen bei Pterosauriern und Vögeln an. Abgeleitete Pterosaurier, Sauropodomorphen, Theropoden und natürlich Vögel verfügen somit über pneumatische Luftsäcke im Achsen- und Anhangskelett. Es ist mithin die Frage, wie beispielsweise die pneumatischen Foramen in den Wirbeln dieser Gruppen zu interpretieren sind. Bisher werden sie als das Ergebnis konvergenter Evolution angesehen. Es wird jedoch deutlich, dass die betreffenden entwickelten Merkmale zu den frühesten Erscheinungen bei den Ornithodira gehören.

286. **Buffetaut, E., Grigorescu, D. & Cziki, Z.** (2002): A new giant pterosaur with a robust skull from the latest Cretaceous of Romania. – *Naturwiss.*, **89**: 180-184, 3 Abb.; Stuttgart.

Hatzegopteryx thambema n. gen., n. sp. aus der Densus-Ciula-Formation, oberes Maastrichtium bei Valiora in Transsylvanien, betrifft Reste vom Schädel, den unvollständigen Humerus und wenige weitere Fragmente eines Individuums. Es ist Azhdarchide von bemerkenswerten Ausmaßen. Nach dem proximalen Teil des Humerus übertrifft dieses Element bei *H. thambema* die von *Quetzalcoatlus northropi* bekannten Dimensionen, und eine konservative Kalkulation deutet auf eine Flügelspannweite von 12 m. Das wird unterstützt von der 100 mm breiten Mandibel-Artikulation Quadratum. Die Breite des Schädels im Bereich der Kiefergelenke lag bei 500 mm, und unter der Annahme, dass *H. thambema* eine langschnauzige Form war, ist eine Schädellänge von 3 m anzunehmen. Dies folgt aus den Vergleichen mit den Verhältnissen bei *Quetzalcoatlus*, *Nyctosaurus*, *Pteranodon* und *Anhanguera*.

287. **Buffetaut, E., Grigorescu, D. & Csiki, Z.** (2003): Giant azhdarchid pterosaurs from the terminal Cretaceous of Transylvania (western Romania). – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 91-104, 8 Abb.

Die detaillierte Beschreibung von *Hatzegopteryx thambema* BUFFETAUT et al., 2002, aus der Ciula-Formation behandelt vom Schädel Palatinum und Suspensorium sowie die Occipital-Region, ferner das Humerus-Fragment. Hinzu kommt ein mit 365 mm Länge erhaltenes sehr großes Femur aus derselben Formation bei Tustea. Das massive Hinterhaupt und der Gaumen aus festen Knochenspannen entsprechen den Anforderungen eines großen Schädels. Allerdings bestanden die umgebenden Teile aus einem Netzwerk umgeben von einer Hülle dünn wie Papier. In diesem Zusammenhang wird die Schädellänge auf etwa über 2,5 m veranschlagt und die Flügelspannweite soll den 12 m von *Quetzalcoatlus northropi* nahegekommen sein.

288. **Carpenter, K., Unwin, D., Cloward, K., Miles, C. & Miles, C.** (2003): A new scaphognathine pterosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming, USA. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 45-54, 4 Abb.

Aus dem Salt Wash-Member der Morrison-Formation in Wyoming liegt das Fragment eines Rostrums *Harpactognathus gentryii* n. gen., n. sp., Rhamphorhynchidae, vor. Aus dem näheren Vergleich mit *Scaphognathus crassirostris* werden die Bestimmung und die Dimensionen abgeleitet. Bei einer Schädellänge von 300 mm resultieren mindestens 2,5 Flügelspannweite und *H. gentryii* ist damit einer der größten Vertreter dieser Pterosaurier. Ferner liegt an dem Rostrum der bisher seltene Beleg für einen Schädelkamm bei Rhamphorhynchoiden vor, so dass die bekannte Diversität der Pterosaurier im Ober-Jura Nordamerikas insgesamt erweitert wird. Eine kritische Bewertung der in der Morrison-Formation nach wie vor seltenen Pterosaurier ergibt, dass taxonomisch lediglich

Sphagnathinae mit *Harpactognathus* und Dsungaripteroidea mit *Kepodactylus* gesichert sind. Die unter *Comodactylus*, *Dermodactylus*, *Laopteryx* und *Mesadactylus* beschriebenen Exemplare sind für eine nähere Interpretation zu fragmentarisch. Nach der geographischen und stratigraphischen Verteilung dieser Reste waren aber Pterosaurier ein integrierter Teil der Morrison-Fauna. Mit *Harpactognathus* liegt sogar in Anlehnung an den verwandten Scaphognathinen *Sordes pilosus* aus Kasachstan ein Hinweis für die Anpassung der Pterosaurier an das terrestrische Süßwasser-Environment der Morrison-Formation vor. Daraus folgt die Hypothese, dass Scaphognathinen, im Unterschied zu den Rhamphorhynchinen, nicht in randlich marinen Habitaten lebten. Denn in der Solnhofen-Formation ist *Scaphognathus* im Vergleich zu den häufigen Nachweisen von *Rhamphorhynchus* außerordentlich selten.

289. **Chiappe, L. M., Kellner, A. W. A., Rivarola, D., Davila, S. & Fox, M.** (2000): Cranial morphology of *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Argentina. – *Contrib. Science*, **483**: 1-19, 15 Fig., Los Angeles.

In den Feinsand- und Tonsteinen der Lagarcito-Formation, Albium, bei Loma del Pterodaustro in der Provinz San Luis wurden in den 1990er Jahren bei mehreren Grabungen Hunderte von Skelettresten eines der am meisten spezialisierten Pterosaurier geborgen. In den lakustrinen Ablagerungen der Konservat-Lagerstätte sind insbesondere an den zahlreichen Schädelresten die filiamentartigen Zähne an den Unterkiefern vorzüglich erhalten. Eingehend beschrieben werden von *Pterodaustro guinazui* das Cranium, Mandibel und die Bezahnung. Die obere Bezahnung besteht aus Hunderten winziger gleichgroßer Zähne mit spatelförmigen Kronen und dünner konischer Basis. Diese Zähne sitzen an der lateralen Oberfläche des eingezogenen maxillaren Zahnbildungsrandes. Die Mandibularzähne liegen dicht beieinander, ihr Querschnitt ist etwa oval, sie sitzen in Gruben fast über die gesamte Mandibel verteilt. Für die phylogenetische Analyse weist *Pterodaustro* zahlreiche Autapomorphien auf, dabei sind aber zwei abgeleitete Merkmale – die mehr als 150 Zähne und die reduzierte rostrale Projektion des Surangulare – wichtig für die enge Beziehung zu *Ctenochasma* aus dem Ober-Jura.

290. **Codorniú, L. L. & Chiappe, L. M.** (2004): Early juvenile pterosaurs (Pterodactyloidea: *Pterodaustro guinazui*) from the Lower Cretaceous of central Argentina. – *Can. J. Earth. Sci.*, **41**: 9.18, 6 Abb.; Ottawa.

Unter dem reichhaltigen Fundmaterial von von *Pterodaustro guinazui* aus der Lagarcito-Formation, Albium, bei Loma del Pterodaustro in der Provinz San Luis (vgl. vorhergehendes Ref.) befinden sich auch Exemplare zwei Individuen, welche sehr frühe Stadien der postnatalen Entwicklung repräsentieren und bei etwa 300 m Flügelspannweite kaum eine Fusion der meisten postcranialen Elemente zeigen. Interessant sind dabei neue Hinweise zu allometrischen Veränderungen während des Wachstums. Für den proximalen Bereich der Vorderextremität und zwar Humerus sowie Ulna-Radius ist das Wachstum negativ allometrisch, wogegen das Metacarpale IV, also der Flugfinger, positiv allometrisches Wachstum erkennen läßt.

291. **Dalla Vecchia, F. M.** (2003): New morphological observations on Triassic pterosaurs: – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 23-44, 6 Abb., 3 Tab.

Die Arbeit gibt eine Übersicht zu den bisher aus der Ober-Trias bekannten Pterosauriern *Eudimorphodon*, *Peteinosaurus*, *Preondactylus* und *Austriadactylus*, deren Nachweise sich bisher auf das mittlere bis obere Norium, Alaunium bis Sevatium, beschränken. Dabei erlaubt die Nachuntersuchung der Exemplare die Revision einiger Aspekte der bisherigen Beschreibungen und Interpretationen. Es resultieren nähere Erkenntnisse zu den Relationen der Formen untereinander, zur Ausbildung von Fuß und Fußgelenk sowie zu den besonderen

Merkmale in Bezahnung und Wirbelsäule. *Preondactylus*, *Peteinosaurus* und *Dimorphodon* könnten eine monophyletische Gruppe bilden. Vor dem Versuch einer phylogenetischen Analyse der basalen Pterosaurier ist nach Aussage des Verf. aber ein besseres Verständnis der ontogenetischen Gestaltung und der intraspezifischen Variabilität erforderlich. Ferner bleibt die Präparation einiger Exemplare von *Preondactylus* und *Eudimorphodon* sowie die Entdeckung weiteren, möglichst vollständigen Materials von *Peteinosaurus* und einiger nur unvollständig bekannten Jura-Formen als Voraussetzung für weitere Studien abzuwarten.

292. **Dalla Vecchia, F. M., Wild, R., Hopf, H. & Reitner, J.** (2002): A crested rhamphorhynchid pterosaur from the Late Triassic of Austria. – J. of Vertebr. Paleont., **22** (1): 196-199, 3 Abb.; Lawrence, Ks.

Ein weitgehend vollständiges Skelett mit Schädel aus den Seefelder Schichten – marine Ablagerungen von einer flachen Karbonatplattform - des mittleren Norium von Tirol ist die Basis für den neuen Rhamphorhynchoiden *Austriadactylus cristatus* n. g., n. sp. Wichtige Merkmale betreffen den Nachweis eines sagittalen Schädelkammes, heterodonte Bezahnung und mehrspitzige Zähne. Der Schädel ist 110 mm lang und die Flügelspannweite wird auf 1,2 m geschätzt. Mit der Morphologie von *A. cristatus* erweist sich die Diversität der Pterosaurier in der Ober-Trias trotz der bislang wenigen Funde höher als vergleichsweise in der Zeit des Jura. Nach den Belegen aus dem Norium ist von einer umfänglichen adaptiven Radiation der Pterodactyloiden in der Trias auszugehen, welche Merkmale hervorgebracht hat, die in späteren Radiation der Pterosaurier teilweise rekapituliert worden sind.

293. **Fastnacht, M** (2001): First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Chapada do Araripe, Brazil. – Paläont. Z., **75** (1), 23-36, 8 Abb., 4 Tab., Stuttgart.

Eine optimal erhaltene Schnauzenspitze, bestehend aus den anterioren Teilen von Ober- und Unterkiefer stammen von dem Ornithocheiriden *Coloborhynchus robustus*, das Material befindet sich im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart. Charakteristisch sind sagittale Kämme und an beiden Teilen der Kiefer, die langen Fangzähne und die laterale Verbreiterung der Schnauzenspitze. Aus den gegebenen Merkmalen und der Revision der Gattung *Tropeognathus* ergibt sich *Coloborhynchus robustus* als neue Kombination für *Tropeognathus robustus*, und *Criorhynchus mesembrinus* n. comb. für *Tropeognathus mesembrinus*. Eine zeichnerische Rekonstruktion veranschaulicht den Schädel von *C. robustus*. Als nahestehend werden *Anhanguera*, *Cearadactylus* und *Siroccopteryx* erwähnt.

294. **Frey, E., Buchy, M.-C. & Martill, D. M.** (2003): Middle- and bottom-decker Cretaceous pterosaurs: unique designs in active flying vertebrates. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 267-274, 4 Abb.

Nach der Konstruktion des Scapulocoracoids unterscheiden sich die Ornithocheiriden, Azhdarchiden und Tapejaroiden voneinander. Die jeweiligen Konstellationen können mit der Lage der Tragflächen bei Flugapparaten verglichen werden. Als einmalig unter fliegenden Vertebraten erweisen sich die Verhältnisse bei Azhdarchiden und Tapejaroiden, welche einen instabilen aber optimal manövrierbaren Flug ermöglichen. Da diese Konstruktionen in der Kreide vorliegen, entsteht die Frage, wie und unter welchen Bedingungen der Wandel erfolgt ist. Dazu bedarf es Studien an Pterosauriern aus Trias und Jura.

295. **Frey, E., Martill, D. M. & Buchy, M.-C.** (2003): A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 55-63, 4 Abb.

In dem Nova Olinda-Member der Crato-Formation, Aptium, des Araripe-Beckens kennt man bisher *Tapejara*, fam. Tapejaridae, und *Arthurodactylus*, fam. Ornithocheiridae. Ein Schädel mit parieto-occipitalen Kamm aus demselben Horizont gehört zu einem weiteren, allerdings etwas enigmatischen Ornithocheiriden, *Ludodactylus sibbicki* n. gen., n. sp. Mit dem *Pteranodon*-ähnlichen Kamm, anderen Schädelmerkmalen und einer caudal weitreichenden Bezahnung und dem Fehlen eines rostralen Kammes unterscheidet sich *Ludodactylus* im Rahmen der Ornithocheiriden von *Ornithocheirus*, *Coloborhynchus* und *Anhanguera*.

296. **Frey, E., Martill, D., M. & Buchy, C. C. (2003b)**: A new species of tapejarid pterosaur with soft tissue head crest. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 65-72, 5 Abb.

Aus dem Nova Olinda-Member der Crato-Formation ist an zwei Pterosaurier-Exemplaren der Nachweis von Weichteilgewebe in Verbindung mit einem sagittalen Schädelkamm möglich. *Tapejara navigans* n. sp. unterscheidet sich von der bereits bekannten Art *T. wellnhoferi* KELLNER, 1989 durch die Größe des Kammes und die Proportion sowie die umgebende Anatomie des Schädels. Verf. diskutieren die Funktion des Kammes vor allem in aerodynamischer Hinsicht.

297. **Frey, E. & Tischlinger, H. (2000)**: Weichteil-anatomie der Flugsaurierfüße und Bau der Scheitelkämme: Neue Pterosaurierfunde aus den Solnhofener Schichten (Bayern) und der Crato-Formation (Brasilien). - *Archaeopteryx*, **18**, 1-16, 5 Taf., Eichstätt.

Grundlage der Beschreibungen sind neue Funde aus der Solnhofen- und Crato-Formation von *Pterodactylus* und einem noch unbenannten Tapejariden, welcher *Tapejara* nahesteht. Die Weichteilerhaltung bietet Hinweise zur Entwicklung der Zahnlosigkeit, zur Feinstruktur der Scheitelkämme sowie zur Beschuppung, zu den Zehen-Zwischenhäuten und zu den Krallen an den Füßen. Alle Befunde sind in farbigen Aufnahmen dokumentiert. Dieselben Befunde sind von den Verfn. in der Zeitschrift Fossilien 2001, H. 3, beschrieben.

298. **Frey, E. & Tischlinger, H. (2003)**: Am Puls der fliegenden Drachen! – *Fossilien*, **20** (4): 234-240, 8 Abb.; Weinstadt-Korb.

299. **Frey, E., Tischlinger, H., Buchy, M.-C. & Martill, D. M. (2003)**: New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implications for pterosaurian anatomy and locomotion. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 233-266, 18 Abb.

Nach einer Übersicht zu bisherigen Nachweisen von Weichteilen bei Pterosauriern in der Solnhofen-, Karatau-, Santana- und Crato-Formation werden die bereits bei FREY & TISCHLINGER (2000, Ref. 297) sowie TISCHLINGER & FREY (2001, 2002) beschriebenen Befunde anhand neuer Entdeckungen erweitert behandelt. Als wichtiges Hilfsmittel erweist sich für die Erkennbarkeit der Weichteile ultraviolettes Licht. Aus der Solnhofen-Formation wird Material von *Pterodactylus* sp. sowie von *Rhamphorhynchus muensteri* vorgestellt und aus der Crato-Formation von *Tapejara navigans* und von einem nicht näher bestimmten Azhdarchiden. Besonders beeindruckend sind die Blutgefäße, das Maschenwerk vermutlich intermuskulärer Fasciae und verstärkenden Fasern an der Flügelhaut von *R. muensteri*. Verf. diskutieren nach funktionellen Aspekten auf der Basis der Beschreibungen die Evolution unbezahnter Kiefer, die Morphogenese der Schädelkämme und deren Implikationen für die Flugeigenschaften. Die Rekonstruktion der Fußsohlen von Pterosauriern ist auch im Hinblick auf die Interpretation von den Pterosauriern zugeordneten Fährten bzw. der Gestalt der Hand- und Fußabdrücke bedeutsam. Bemerkenswert ist u.a. das dreidimensional erhaltene Fragment eines

Aktinopatagiums bei *Rhamphorhynchus* mit drei verschiedenen Gewebelagen sowie das Hautfragment von einem Azhdarchiden. Für das Brachiopatagium kann auf mindestens fünf Gewebelagen geschlossen werden, wobei ein Blutgefäßsystem nahe der Oberfläche angelegt war. Grundsätzlich liegt eine Beteiligung der häutigen Membranen an der Thermoregulation nahe.

300. **Howse, S. C. B., Milner A. R. & Martill, D. M.** (2001): Pterosaurs. - In: Dinosauers of the Isle of Wight, Martill, D. M. & Naish, D. (Hrsg.), Palaeont. Assoc., Field Guide to Fossils, 10: 324-335, 5 Abb., 2 Taf.; London.

Im Wealden der Isle of Wight kommen wenige Reste von Pterosauriern in der Wessex- und Vectis-Formation. Allerdings ist wegen der Seltenheit nur eine Art sicher zu fixieren. Bisher bekannt als *Ornithodesmus latidens* SEELEY, 1901, führen Verf. mit der Beschreibung eine neue Kombination ein mit *Istiodactylus n. gen latidens* und *Istiodactylidae n. fam.* Es handelt sich um einen großen Pterodactyloiden mit mehreren unikalen Merkmalen am Schädel, in der Bezahnung und auch an den wenigen postcranialen Elementen. Die obere Bezahnung besteht aus 24 Zähnen in der praenasalen Region und die untere aus 25 Zähnen in der Symphysen-Region. Alle Zähne sind lateral komprimiert mit spitzen Kronen und kurzen, eingezogenen dreieckigen Wurzeln. Nach den gesicherten Exemplaren von Atherfield sind für *I. latidens* 5 m Flügelspannweite und 560 mm Schädellänge anzunehmen. Isolierte Fragmente aus der tieferen Wessex-Formation deuten auf noch größere Dimensionen hin. Der Status weniger weiterer Reste, die wohl zu den Ornithocheiriden und zu *Ornithocheirus* gestellt werden, lässt sich nicht näher etablieren.

301. **Hwang, K.-G., Huh, M., Lockley, M. G., Unwin, D. M. & Wright, J. L.** (2002): New pterosaur tracks (Pteraichnidae) from the Late Cretaceous Uhangri Formation, southwestern Korea. – Geol. Mag., **139** (4): 421-435, 9 Abb., 1 Tab.; London.

In einem 30 cm mächtigen Horizont von Schwarzschiefern der fluvio-lakustrinen Uhangri-Formation, Haenam-Gruppe, an der südwestlichen Küste Südkoreas konnte in den Jahren 1996-98 auf etwa 2 km Erstreckung eine Fläche mit 528 Eindrücken von Dinosauriern, 443 von Pterosaurier und Tausende mit Schwimmhäuten von Vögeln freigelegt werden. Für Pterosaurier ist das Vorkommen wichtig, als es die jüngsten und zugleich größten Fährten von Pterosauriern enthält. Nach absoluten Datierungen liegt das Bereich im Santonium bis basalen Campanium. Die Fährten werden als *Haenamichnus uhangriensis n. gen., n. sp.* zur Ichnofamilie Pteraichnidae gestellt (vgl. BILLON-BRUYAT & MAZIN 2003, Ref. xxx). Laut Diagnose der Gattung zeigen die verlängerten Fußindrücke eine schmale Ferse und einen rundlichen posterolateralen Eindruck von Zehn V. Teilweise sind Eindrücke von Zehenpolstern sichtbar. Die Handindrücke erscheinen tri- bis tetradactyl und liegen meist hinter und leicht außerhalb der Fußindrücke. Unter der Beschreibung zur Art finden sich die Dimensionen von bis zu 350 mm Länge und 105 mm Breite bzw. bis zu 330 mm Länge und 110 mm Breite für Füße resp. Hände. Vor allem die Handindrücke zeigen die für Pterosaurier typische Ausbildung. Die Eindrücke sind größer als die bisher größten von *Purbeckopus* mit 187 bis 225 mm aus Schichten des Jura-Kreide Übergangs der Purbeck-Gruppe in England. Nach der Deutung von *Haenamichnus* als Fährten von Azhdarchiden waren diese Pterosaurier quadruped und plantigrad, sie verfügten über Schwimmhäute zwischen mehreren Zehen. Die Haltung der Gliedmaßen war nach dem Fährtenmuster ist in aufrechter Position anzunehmen und eine Fährte von mehr als 7 m Länge mit 14 Eindruckpaaren demonstriert uneingeschränkte terrestrische Bewegungsfähigkeit zumindest großer Azhdarchiden. Insgesamt zeigt die weitere Diskussion, wie eindrucksvoll die Kongruenz von Fährten- und Skelettüberlieferung bei Pterosauriern im vorliegenden Falle sowohl stratigraphisch als auch in den Proportionen inzwischen belegt werden kann.

302. **Kellner, A. W. A.** (2003): Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 105-137, 6 Abb., 1 Tab., Anhang.

In Erweiterung vorhergehender Publikationen des Verf. (KELLNER 1996, 1997, darin wurden als neue Knotentaxa Archaeopterodactyloidea, Pteranodontoidea und Tapejaroidea definiert) umfaßt die vorliegende phylogenetische Analyse nunmehr 39 terminale Taxa der Pterosaurier anhand von 74 Merkmalen. Es resultiert eine neue Hypothese der verwandtschaftlichen Beziehungen. Als neue Taxa werden dabei lediglich die **Asiaticognathidae** n. taxon (*Batrachognathus* + *Dendrorhynchoides*) sowie **Nivialoidea** n. Knotentaxon (der letzte gemeinsame Ahne von *Campylognathoides* und *Quetzalcoatlus* und alle Nachfahren) eingeführt. Die Stammbaum-Topologie bringt die terminalen Taxa in Verbindung mit den über 33 Knotentaxa – davon bleiben 11 unbenannt. Vereinfacht lautet die nachstehend in vier Stufen unterteilte Topologie von „Node 1 Pterosauria“ bis „Node 33 Azhdarchidae“ (vgl. diesen Bericht Tab. 1 u. Abb. 1):

- **PTEROSAURIA** (Anurognathidae (*Sordes* (*Scaphognathus*, *Preondactylus* (*Dorygnathus* (*Dimorphodon* *Peteinosaurus* + **NOVIALOIDEA**))))))
- **NOVIALOIDEA** (Campylognathoididae (Rhamphorhynchidae + **PTERODACTYLOIDEA**))
- **PTERODACTYLOIDEA** (Archaeopterodactyloidea (*Pterodactylus*, *Germanodactylus* (Ctenochasmatidae, Gallodactylidae)) + **DSUNGARIPTEROIDEA**)
- **DSUNGARIPTEROIDEA** (Nyctosauridae + **ORNITHOCHEIROIDEA** (Pteranodontoidea + **TAPEJAROIDEA** (Dsungaripteridae + **AZHDARCHOIDEA** (Tapejaridae + Azhdarchidae))))).

Als basale Gruppe der Pterosaurier ergeben sich die Anurognathidae, welche allerdings bemerkenswerter Weise nicht die Formen aus der Trias enthalten, sondern *Anurognathus ammoni*, *Batrachognathus volans* und *Dendrorhynchoides curvidentatus* aus dem Ober-Jura und Barremium. Das begründen Merkmale am Schädel, die Bezahnung und der sehr große Humerus bei den Asiaticognathidae. Daneben wird die Tatsache der (lediglich traditionell vertretenen) Paraphylie der Rhamphorhynchoiden bestätigt, indem Merkmale an Schädel und Extremitäten, auf eine komplexe Mosaikentwicklung hinweisen. Nach der Analyse können die diversen Trias-Jura-Formen *Sordes*, *Preondactylus* und *Scaphognathus*, *Dorygnathus*, *Dimorphodon*, *Peteinosaurus* sowie *Eudimorphodon ranzii* und *Campylognathoides liasicus* als sukzessive Schwestergruppen zu den Rhamphorhynchidae, also *Rhamphorhynchus muensteri* und *R. longicaudus*, interpretiert werden. Letztere sind die Schwestergruppe der Pterodactyloidea. Für die Pterodactyloidea kann spätestens im Ober-Jura eine basale Dichotomie aufgezeigt werden mit Archaeopterodactyloidea und Dsungaripteroiden. Zu letzteren gehören die großen Formen der diversen Entwicklungslinien in der Kreide. Die bemerkenswerten Trends in der Entwicklung der Gruppe stehen im Zusammenhang mit zunehmender Größe. Wobei die Gestaltung der Flügelemente und des Schädels im Vordergrund stehen. Der Verlust der Zähne erscheint weniger phylogenetisch bedeutsam, es ist eher nur ein genereller Trend bei den Dsungaripteroiden. Durch die Übertragung der verwandtschaftlichen Beziehungen in die Zeitskala treten die teilweise sehr großen Lücken im Fossilbeleg mit entsprechend ausgedehnten Ghost-Linien hervor. Das ist vorgegeben durch die im Grunde im Mesozoikum insgesamt nur vier bisher repräsentativen Vorkommen von Pterosauriern: Solnhofen-, Santana-, Niobrara-Formation und Cambridge-Grünsand, aus denen etwa 50% der bisher bekannten Diversität und sogar 90% aller Exemplare stammen. Der Fossilbericht der Gruppe ist dabei auffällig beschränkt auf Nachweise in lagunären, marinen und randlich marinen Ablagerungen. In der Bewertung des Ergebnisses, dargestellt in dem Kladogramm, sieht Verf. für die Interpretation von *Peteinosaurus* und *Eudimorphodon* die Möglichkeit eines Wandels. Als stabil, auch nach ergänzenden Formen, wird sich die Topologie der Pterodactyloiden erweisen. Generelle Trends in der Evolution der Pterosaurier betreffen die zunehmende Größe, wie sie namentlich in der Flügelspannweite zum Ausdruck kommt. Andere Trends liegen in den Relationen verschiedener Elemente der Flügel, die Schädel variieren in Größe und Form, wobei das rostrale Ende zunimmt und sich graduell das Gelenk von Schädel-Mandibel anterior verlagert. Ferner variieren die Kämme in Form und Größe und der Verlust der Zähne erscheint nach Position von *Pteranodon* als basale Form der Pteranodontoidea als genereller Trend der Dsungaripteroiden. Aus der Begründung einer höheren Position von

Pteranodon innerhalb der Pteranodontoidea wäre der Verlust der Zähne als unabhängiger Trend bei Nyctosauriden, Azhdarchoiden und *Pteranodon* zu interpretieren.

303. **Kellner, A. W. A. & Moody, J. M.** (2003): Pterosaur (Pteranodontoidea, Pterodactyloidea) scapulocoracoid from the Early Cretaceous of Venezuela. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 73-77, 5 Abb.

Aus den in einem flach marinen Environment gebildeten Karbonaten der Apón-Formation des Aptium stammt der erste Nachweis eines Pterosauriers in Venezuela. Da es sich nur um eine Scapula und ein Coracoid handelt, kann lediglich eine Zuordnung zur Familie Anhangueridae erfolgen. Immerhin erweitert sich damit der Nachweis zur Verbreitung der Familie von Brasilien in mehr nördliche Bereiche von Gondwana.

304. **Kellner, A. W. A. & Campos, D. de A.** (2002): The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. - Science, **297**: 389-392, 3 Abb.

Nach dem Pterodactyloiden, Familie Tapejaridae, *Thalassodromeus sethi* n. gen., n. sp., aus der Santana-Formation ergeben sich Hinweise zur Funktion des Schädelkammes und zur Nahrungsstrategie. Der Holotyp besteht aus einem 1420 mm langen und weitgehend dreidimensional erhaltenen Schädel. An diesem wird der Kamm von den Elementen Praemaxillare, Frontale, Parietale und Supraoccipitale gebildet und die gesamte Struktur beginnt an Spitze des Schädels. Nach *Tapajara imperator* hat *Thalassodromeus sethi* den proportional größten Schädelkamm, der zudem noch vollständig verknöchert und von Blutgefäßen durchsetzt ist. Das begründet eine Bedeutung für die Thermoregulation. Der Unterkiefer ist mit 635 mm Länge überliefert. Eine zu dem rezenten Vogel *Rhynchops* (Familie Laridae) analoge Gestaltung des Rostrums läßt Fischfang aus dem Flug annehmen.

305. **Lockley, M. G., Wright, J. L., Langston, W. & West, E. S.** (2001): New pterosaur track specimens and tracksites in the Late Jurassic of Oklahoma and Colorado: their paleobiological significance and regional ichnological context. – Modern Geol., **24**: 179-203, 11 Abb., 2 Tab.

Aus der Summerville- und aus der Morrison-Formation von Oklahoma und Colorado werden ergänzende Nachweise zu dem Ichnogenus *Pteraichnus* beschrieben. An den Vorkommen finden sich die Fährten vielfach zusammen mit solchen von Theropoden. Eine emendierte Diagnose geben Verf. für die Pteraichnidae LOCKLEY et al., 1995, und emendieren zugleich *Pteraichnus* STOKES, 1957. Darin werden die weiten Fährten quadrupeder Tiere mit langgestreckten, symmetrischen, funktionell tetradactylen plantigraden Fußindrücken und asymmetrischen tridactylen Handindrücken charakterisiert. Die Diagnose der Gattung bezieht sich dann auf die speziellen Proportionen der Hand- und Fußindrücke sowie deren Orientierung im Verlauf der Fährten. In der systematische Diskussion werden die Unterschiede der beiden Ichnospezies *P. saltwashensis* aus Arizona und *P. stokesi* aus Wyoming dargelegt (vgl. Ref. xxx). Eine kurze Diskussion erfährt die teilweise unterschiedliche Deutung von *Pteraichnus*, wobei auf das Ergebnis vergleichender Untersuchungen mit Krokodilfährten und auch die Interpretation der Haltung der Pterosaurier durch BENNETT die Pterosaurier-Relation und Deutung als Pterodactyloidea bestätigt. Die inzwischen gesicherte weite Verbreitung von *Pteraichnus* im Ober-Jura von Nordamerika in karbonatischen und siliziklastischen Sedimenten korrespondiert nur bedingt mit dem Konzept einer *Pteraichnus*-Ichnofazies.

306. **Lockley, M. G. & Rainforth, E. C.** (2002): The track record of Mesozoic birds and pterosaurs, an ichnological and paleoecological perspective. - In: Mesozoic Birds, above the

heads of Dinosaurs, CHIAPPE, L. M. & WITMER, L. M. (Hrsg.), University of California Press: 405-418, 14 Abb.

Aktuell kennt man im Mesozoikum mehr als 50 Assemblages mit den fossilen Fährten von Vögeln und in diesem Rahmen ist auch die Berücksichtigung der Fährten von Pterosauriern aufschlußreich. Im Ober-Jura kommen die meisten Pterosaurier-Fährten in randlich marinen und lagunären Ablagerungen vor. Mit Beginn der Kreide finden sich solche Fährten zunehmend in fluviatilen und allgemein in Ablagerungen von Süßwasser. Das kann als Hinweis auf eine Ausweitung der Lebensräume von Pterosauriern gesehen werden. Fährten von Vögeln kommen in der Kreide vorwiegend in lakustrinen und vereinzelt in deltaisichen Environments vor. Trotz der offenbar gleichen Lebensräume kennen wir bisher nur zwei Vorkommen mit Fährten von Vögeln und Pterosauriern auf derselben Fläche (vgl. Ref. xxx HWANG et al. 2002). Das erlaubt die Annahme, dass während der Kreidezeit beide Gruppe separate ökologische Nischen im terrestrischen Bereich eingenommen haben.

307. **Lockley, M. G. & Wright, J. L.** (2003): Pterosaur swim tracks and other ichnological evidence of behavior and ecology. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 297-313, 11 Abb., 1 Tab.

Aus der Summerville und Sundance-Formation des Ober-Jura des westlichen Nordamerika beschreiben Verf. neue Funde von cf. *Pteraichnus*, welche durch Variationen der Eindrücke und begleitende Marken auf Schwimmen und Nahrungsaufnahme hindeuten. Die entsprechenden aquatischen Aktivitäten korrespondieren mit dem küstennahen Environment, in dem die Spuren und auch Knochen vorkommen. Es handelt sich um ein weiteres Beispiel der zunehmenden Vorkommen mit Pterosaurier-Fährten, deren Potential für Kenntnisse zur Paläobiologie der Gruppe nicht so schnell erschlossen werden kann, wie die Entdeckungen aufeinander folgen.

308. **Mazin, J.-M., Billon-Bruyat, J.-P., Hantzpergue, P. & Lafaurie, G.** (2003): Ichnological evidence for quadrupedal locomotion in pterodactyloid pterosaurs: trackways from the Late Jurassic of Crayssac (southwestern France). – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 283-296, 7 Abb.

Aus dem Tithonium von SW-Frankreich konnten an einem Vorkommen unter Hunderten Fährten mindestens 30 *Pteraichnus* zugeordnet werden. Verf. nutzen diese Daten um Fragen der terrestrische Lokomotion und die Ichnologie von Pterosauriern klärend zu diskutieren. Außerordentlich wichtig ist die vorliegende Variabilität in der Morphologie der Eindrücke und die Einflüsse durch das Substrat. Denn die Eindrücke und Fährten sind offensichtlich in verschiedenen Phasen des Tiden-Zyklus gebildet worden. An den umfangreichen Belegen kann entsprechend die Position und Ausbildung der Handeindrücke analysiert werden, daraus folgen charakteristische Beziehungen von Fährtenmuster zu Geschwindigkeit und Körperhaltung der pterodactyloiden Erzeuger. Die Schlußfolgerungen der Studie in Kurzform sind, 1) nahezu alle Pterosaurier-Fährten des untersuchten Vorkommens gehören zu *Pteraichnus*, 2) alle bekannten Fährten von Pterodactyloiden zeigen das gleiche generelle Muster und sind eindeutig verschieden von Krokodil-Fährten, 3) alle bekannten pterodactyloiden Fährten sind quadruped, und 4) nach den Befunden von Crayssac sind die Kapazitäten der Pterodactyloiden zu terrestrischer Lokomotion viel umfangreicher, als dies bisher angenommen wurde. Allerdings sind die Mechanismen bei Start und Landung noch immer unbekannt.

309. **Pereda Suberbiola, X., Bardet, N., Jouve, S., Iarochene, M., Bouya, B. & Amaghazaz, M.** (2003): A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. – In:

BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 79-90, 3 Abb., 1 Tab.

Phosphatodraco mauritanicus n. gen., n. sp. ist der erste Beleg für die Familie Azhdarchidae im nördlichen Afrika, bisher kannte man nur den Anhangueriden *Siroccopteryx moroccoensis* MADER & KELLNER, 1999. Das Vorkommen liegt im oberen Maastrichtium und zwar in den Phosphat-Ablagerungen des Oulad Abdoun-Beckens in Zentral-Marokko. Der Holotypus besteht aus fünf Cervicalia, wobei der achte Halswirbel sehr lang ist und einen Neuralfortsatz etwa so hoch wie das Centrum aufweist. Nach dem Vergleich mit den Proportionen der Cervicalia anderer Azhdarchiden lag die Flügelspannweite von *Phosphatodraco* bei 5 m. Die erhaltenen Cervicalia gleichen am ehesten denen von *Quetzalcoatlus* und *Azhdarcho*. Nähere Vergleiche und die Diskussion betreffen die Morphologie der Halswirbel bei Pterosauriern und die bekannte Verbreitung der Azhdarchidae.

310. **Rodriguez-de la Rosa, R. A.** (2003): Pterosaur tracks from the latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, Mexico. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 275-282, 6 Abb.

In Sedimenten, die in flachem Süßwasser oder unter lakustrinen Bedingungen entstanden sind kommen zusammen mit Fährten von Schildkröten, Krokodilen, Theropoden und Mammaliern auch solche von Pterosauriern vor. Die Bestimmung als Pteraichnus ist gesichert, wobei die Fußindrücke vergleichsweise sehr lang sind. In einer Rekonstruktion ist der Erzeuger der Fährten als Ornithocheiride dargestellt.

311. **Sayao, J. M.** (2003): Histovariability in bones to two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 335-342, 4 Abb.

An zwei Exemplaren, welche jeweils aus vollständigeren Skeletten bestehen, sind Dünnschliffe von der Diaphyse mehrerer Knochen jeweils transversal, longitudinal und schräg angefertigt worden. Die Auswertung zeigt bei dem einem Exemplar, nachweislich ein adultes Individuum, primäres und sekundäres Gewebe der Cortex, teilweise Linien von unterbrochenem Wachstum und Resorption primärer Strukturen. An dem anderen Exemplar, ein junges Tier, folgt aus dem Gewebe einiger Flügelknochen schnelles Wachstum, wie man es etwa auch bei lebenden Vögeln beobachten kann. Im Ergebnis haben die Knochen unterschiedliche Wachstumsraten, es erfolgt im hohen Maße Resorption bei Pterosaurierknochen, so dass histologisch nur die jeweils letzten Komponenten vorliegen. Ein Femur weist einen pneumatischen Kanal auf. Generell können die histologischen Merkmale der verschiedenen Knochen eines Individuums unterschiedlich sein, da sie den jeweiligen Wachstumsraten entsprechen.

312. **Steel, L.** (2003): The John Quekett sections and the earliest pterosaur histological studies. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 325-334, 9 Abb.

Ansatz der Studie ist die Untersuchung historischer Dünnschliffe im Hunterian Museum in London, die angeblich von Pterosaurier-Knochen aus dem Ober-Jura und der Unter-Kreide angefertigt worden sein sollen. Im Ergebnis stammt ein Exemplar nicht von einem Pterosaurier. Und es wird deutlich, dass die Langknochen der Pterosaurier sich von jener anderer Vertebraten unterscheiden. Das bietet einem interessanten Ansatz für den Nachweis von Pterosauriern in gemischten Assemblages von anhand von Knochenfragmenten.

313. **Tischlinger, H.** (2003): Professor GOLDFUSS und sein „Dickschnabel“ aus dem Altmühljura. - Globulus (Beiträge der Natur- und Kulturwissenschaftlichen Gesellschaft), **11**: 95-104, 11 Abb.; Eichstätt.
314. **Tischlinger, H.** (2004): Gleitreptilien sind keine Flugechsen! – Fossilien, **21** (2): 117-118, 2 Abb.; Wiebelsheim.
315. **Tischlinger, H. & Frey, E.** (2001): „Mit Haut und Haar!“ Flugsaurier-Neufunde mit Weichteilerhaltung. - Fossilien, **18** (3): 151-158, 13 Abb.; Weinstadt-Korb.
316. **Tischlinger, H. & Frey, E.** (2002): Ein Rhamphorhynchus (Pterosauria, Reptilia) mit ungewöhnlicher Flughauterhaltung aus dem Solnhofener Plattenkalk. – Archaeopteryx, **20**: 1-20, 2 Abb., 5 Taf.; München.
317. **Unwin, D. M.** (2003): On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 139-190, 20 Abb., 4 Tab., Anhang.

Eingangs wird die bisherige Entwicklung der Pterosaurier-Systematik kurz erläutert, woran Verf. selbst (z.B. UNWIN 1991, 1992, 1995) nach der ersten Anwendung kladistischer Techniken auf diese Gruppe durch HOWSE (1986) mitgewirkt hat. Die generell akzeptierte Ausgangssituation ist, dass die Rhamphorhynchoidea paraphyletisch und die Pterodactyloidea als monophyletisch gelten. In diesem Rahmen sind als Ziele der Arbeit herausgestellt: 1) die Diagnose der terminalen Taxa nach Apomorphien mit Beschreibung ihrer Bestandes und der stratigraphischen Reichweite, 2) die Definition, Beschreibung und Diskussion phylogenetisch signifikanter Merkmale und ihre Verteilung, 3) die Analyse der verwandtschaftlichen Beziehungen der Pterosaurier mittels einer Daten-Matrix möglichst nach direktem Studium des Fossilmaterials und 4) die Bewertung der resultierenden Stammbäume. Die Analyse konzentriert sich auf 84 Arten, die in 19 terminalen Taxa zusammengefaßt sind, welche nach 60 osteologischen Merkmalen, zu gleichen Teilen solche vom Schädel und Postcranium, diagnostiziert werden. Nach dem Clade 1. Pterosauria gibt es folgende **neue Cladenamen** (Definition in Kurzform):

2. **Macronychoptera** (= *Dimorphodon* + *Quetzalcoatlus*),
3. **Caelidracones** (*Anurognathus* + *Quetzalcoatlus*),
4. **Lonchognatha** (= *Eudimorphodon* + *Rhamphorhynchus* + Pterodactyloidea),
5. **Breviquartossa** (= *Rhamphorhynchus* + *Quetzalcoatlus*),
9. **Euornithocheira** (= *Ornithocheirus* + *Pteranodon*)
11. **Lophocratia** (= *Pterodaustro* + *Quetzalcoatlus*)
13. **Euctenochasmata** (*Pterodactylus kochi* + *Pterodaustro*) und
16. **Neoazhdarchia** (= *Tupuxuara* + *Quetzalcoatlus*).

Die Topologie des resultierenden Stammbaumes lautet in der Übersicht mit den CLADES 1 bis 16 (vgl. auch diesen Bericht Tab. 1, und Abb. 1):

1. **PTEROSAURIA** (*Preondactylus* + 2. MACRONYCHOPTERA (*Dimorphodontidae* + 3. CAELIDRACONES (*Anurognathidae* + 4. LONCHOGNATHA (*Campylognathoididae* + 5. BREVIQUARTOSSA (6. *Rhamphorhynchidae* + **PTERODACTYLOIDEA**))))))
7. **PTERODACTYLOIDEA** (**Ornithocheiroidea** + **Lophocratia**)
8. **ORNITHOCHEIROIDEA** (*Istiodactylus* (9. EUORNITHOCHEIRA (*Ornithocheiridae* + 10. *Pteranodontia* (*Nyctosaurus* + *Pteranodontidae* (*Ornithostoma* + *Pteranodon*))))))
11. **LOPHOCRATIA** (**Ctenochasmatoidea**, **Dsungaripteroidea**, **Azhdarchoidea** (*Tapejaridae* + NEOAZHDARCHIA (*Tupuxuara* + *Azhdarchidae*))))

12. **CTENOCHASMATOIDEA** (*Cynorhamphus* + 13. **EUCTENOCHASMATIA** (*Pterodactylus* + *Lonchodectes* + Ctenochasmatidae (*Ctenochasma*, ?*Eosipterus*, *Pterodaustro* + *Cearadactylus*, *Gnathosaurus*, *Huanhepterus*, *Plataleorhynchus*)))
14. **DSUNGARIPTEROIDEA** (*Germanodactylus*, *Herbstosaurus*, *Kepodactylus*, *Normannognathus*, *Tendaguripterus* + Dsungaripteridae (*Domeykodactylus*, *Dsungaripterus*, *Noripterus*, ,*Phobator*'))
15. **AZHDARCHOIDEA** (Tapejaridae + 16. **NEOAZHDARCHIA** (*Tupuxuara* + Azhdarchidae (*Arambourgiana*, *Azhdarcho*, *Montanazhdarcho*, *Quetzalcoatlus*, *Zhejiangopterus*))).

Im Ergebnis sind alle vom Verf. fixierten Clades im Sinne von Knotentaxa benannt. Die sukzessiven Schwestergruppen der Pterodactyloidea beginnend aufsteigende Folge mit dem als am primitivsten eingestuften *Preondactylus*, gefolgt von Dimorphodontidae (*Dimorphodon*, *Peteinosaurus*), Anurognathidae (*Anurognathus*, *Batrachognathus*, *Dendrorhynchoides* und *Jeholopterus*), Campylognathoididae (*Eudimorphodon* und *Campylognathoides*) und schließlich Rhamphorhynchidae (*Angustinaripterus*, *Dorygnathus*, *Mesodactylus*, *Parapsicephalus*, *Rhamphocephalus*, *Rhamphorhynchus*, *Sordes*, und *Scaphognathus*). Damit ergeben sich Hinweise auf drei grundlegende Radiationen, welche in der Ober-Trias, im Unter-Jura und ab Ober-Jura belegt sind. Die letztere geht aber wohl auf die Zeit des Unter-Jura zurück. Interessant ist in diesem Kontext auch die Feststellung, wie problematisch die Auswahl der Nebengruppe für die Analyse ist. Denn wegen der anatomisch extremen Ableitung der Pterosaurier weisen Ornithodira, basale Archosauriformes und Prolacertiformes jeweils die plesiomorphe Bedingung auf. Eine Entscheidung bleibt also offen. Die Radiation der Pterodactyloidea erscheint ab Ober-Jura bemerkenswert komplex und divers mit der Separation von Ornithocheiroidea, Ctenochasmatoidea, Dsungaripteroidea und Azhdarchoidea. Begründet ist dies eingehend mit Darstellung und Diskussion der Merkmale an Schädel und Anhangskelett. In der Unter-Kreide hatten die Pterosaurier vermutlich das höchste Niveau in ihrer taxonomische, morphologischen und ökologischen Diversität erreicht. Um die Wende zur Ober-Kreide erfolgt eine bisher in ihren Ursachen nicht erklärbare Reduktion der Diversität. Es verschwinden die bezahnten Ornithocheiriden und Lonchodectiden aber auch die Linien der zahnlosen Tapejariden und Tupuxuariden erlöschen. Abschließend sieht Verf. den Status der Pterosauria selbst sowie jenen der Pterodactyloidea und Ornithocheiroidea als gut begründet an, und auch für die basale Position von *Preondactylus*, Dimorphodontiden sowie die Monophylie der Dsungaripteroiden und Azhdarchoiden ist kaum mehr eine grundlegende Modifikation zu erwarten. Bemerkenswert ist ein abschließender Hinweis auf die bisher oft zu pauschale Bewertung der Pterosaurier als recht einheitliche Gruppe, die sich scheinbar nur auf die Konstruktion von „Rhamphorhynchoiden“ und Pterodactyloiden reduziert. Künftige phylogenetische Studien werden diese Mißverständnisse weiter klären helfen.

318. **Veldmeijer, A. J.** (2002): Pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil in the Stuttgart Collection. – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B. Geol. Paläont., **327**: 1-27, 6 Abb., 1 Taf., 7 Tab.; Stuttgart.

Aus der Santana-Formation gelangten seit 1990 verschiedene Exemplare von Pterosauriern auch in die Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde. Zu den Ornithocheiriden gehört ein Unterkiefer von *Criorhynchus*, cf. *C. mesembrinus* einige postcraniale Elemente zu *Santanadactylus araripensis* und cf. *S. preicei*. *Coloborhynchus* kann noch Resten der Vorderextremität als cf. *C. spielbergi* belegt werden. Weitere Fragmente erlauben dann lediglich die Zuordnung zu den Pterodactyloidea.

319. **Veldmeijer, A. J.** (2003): *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. - Scripta Geologica, **125**: 35-139, 22 Abb., 16 Taf.; Leiden.

In 11 Karbonat-Konkretionen, mit einer horizontalen Ausdehnung von insgesamt 85 x 90 cm, aus dem Romualdo-Member des Albium der Sanata-Formation von Chapada do Araripe ist ein recht vollständiges Exemplar eines Pterosauriers erhalten. Dieser wird in bemerkenswerter Ausführlichkeit als Angehöriger der Anhangueridae beschrieben, *Coloborhynchus spielbergi* n. sp. Der Holotypus im National Naturhistorisch Museum Leiden besteht aus Schädel, Mandibel, einigen Cervicalia, dem Notarium, beiden Scapulocoracoiden, dem Sternum, diverser Teile der linken Vorderextremität, einigen Dorsalia und Rippen, dem Becken, beiden Femora und Tibia sowie Fragmenten der Ceratobranchialia.

Ohne dass Verf. den Anspruch erhebt, eine vollständige Übersicht der Pterosaurier aus Brasilien und den Cambridge-Grünsand vorzulegen, sind mit dem adulten Exemplar von *C. spielbergi* maßgebliche Hinweise auf die Differenzierung einiger bekannter Taxa verbunden. So kann für *Anhanguera* wohl nur die Art *A. blittersdorffi* anerkannt werden, da das Exemplar von *A. santanae* eher ein juveniles Stadium von *Coloborhynchus* ist. Die maßgeblichen Merkmale erfordern nicht nur bei den Anhangueriden adulte Exemplare für die gesicherte Differenzierung der Taxa. Unter diesen diskutiert Verf. die Pterosaurier der Santana-Formation und listet als bezahnte Formen die Arten der Gattungen *Anhanguera*, *Brasileodactylus*, *Cearadactylus*, *Coloborhynchus*, *Santanadactylus* und "*Criorhynchus*" *mesembrinus* auf. Zur Rekonstruktion wird zunächst die bisher einheitliche Bewertung der sagittalen Kämme für das Sammeln von Nahrung als zu stark vereinfacht abgelehnt. Vielmehr könnte die unterschiedliche Position der Kämme wichtig sein und die Bildungen generell eine multifunktionale Bedeutung gehabt haben. Die Größe des beschriebenen Exemplars wird schließlich nach vergleichender Betrachtung der einzelnen Skeletteile mit 5,9 m Flügelspannweite und einer Gesamtlänge von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende mit 1,567 m angegeben.

320. **Veldmeijer, A. J.** (2003): Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Cretaceous (Santana Formation; Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea) in the collection of the AMNH. - www.PalArch.nl. vertebrate palaeontology: 13 S., 11 Abb., 4 Tab.

Die Arbeit beschreibt ein besonderes Exemplar, welches aus einer in fünf Teile zerfallenen Konkretion besteht und den Schädel, die Mandibel sowie Teile des linken Flügels von einem Pterosaurier enthält. Da die Präparation des Stückes noch nicht abgeschlossen ist, folgt aus den möglichen Vergleichen mit anderen bezahnten Formen aus dem gleichen Horizont der Santana-Formation eine vorläufige Bestimmung als *Brasileodactylus* sp. innerhalb der Anhangueridae. Eine Zuordnung zu den Tapejaridae entfällt durch den Nachweis von Zähnen. Der etwa vollständig überlieferte Schädel hat eine Länge von 429 mm und die Mandibel misst etwa 362 mm.

321. **Wang, Z. & Zhao, Z.-H.** (2003): Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. - *Vertebrata Palasiatica*, **41** (1): 34-41, 2 Abb., 1 Tab.; Peking.

Innerhalb der Jehol-Gruppe ist die Jiufotang-Formation, Aptium, der zweite Horizont mit pterodactyloiden Pterosauriern in der Provinz Liaoning. Der andere Horizont, die Yixian-Formation, ist geologisch etwas älter und enthält die Pterodactylen *Hapopterus* WANG & LÜ, 2001 (*Chin. Sci. Bull.*, **46**, Nr. 13) und *Eosipterus* JI & JI 1997 sowie in geringerer Häufigkeit die Rhamphorhynchoiden *Edendrorhynchoides* JI & JI, 1998 und *Jeholopterus* WANG et al., 2002 (*Chin. Sci. Bull.*, **47**, Nr. 3). Neben den Nachweisen von Vögeln und gefiederten Dinosauriern kennt man aus der Jiufotang-Formation bereits *Sinopterus* WANG & ZHOU, 2002 (*Chin. Sci. Bull.* **47**, Nr. 20) inzwischen mit mehreren Arten als Beleg für die Familie Tapejaridae. Vorliegend werden *Chaoyangopterus zhangii* n. gen., n. sp., Familie Nyctosauridae und *Liaoningopterus gui* n. gen., n. sp., Familie Anhangueridae beschrieben. Von *Chaoyangopterus zhangii* liegt ein unvollständiges Skelett mit dem anterioren Schädel und Unterkiefer von einer mittelgroßen Form vor, Schädelänge 270 mm, Flügelspannweite 1,85 m mit 4 Phalangen an dem Flügelfinger. Die bisherigen Annahme von nur drei Phalangen deutet

auf unvollständige Überlieferung der anderen Nyctosauriden hin. *Liaoningopterus gui* ist nach dem unvollständigen Schädel und einen postcranialen Knochen mit 610 mm langem Schädel und etwa 5 m Flügelspannweite deutlich größer. Praemaxillare und Dentale haben einen sagittalen Kamm und Zähne von teilweise unterschiedlicher Größe sind auf den proximalen Teil der Kiefer beschränkt. Die Flügelspannweite ist berechnet nach der 500 mm langen ersten Phalange des Flügelfingers. Alle Pterodactyloiden der Jiufotang-Formation waren nach ihren langen und zugespitzten Schnäbeln vermutlich piscivor. Mit dem Nachweis von Anhangueriden und Tapejariden entspricht das Vorkommen wohl auch zeitlich dem Pterosaurier-Assemblage der Santana-Formation.

322. **Wellnhofer, P.** (2003): A Late Triassic pterosaur from the Northern Calcareous Alps (Tyrol, Austria). – In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (Hrsg.): Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, Geol. Soc. London, Spec. Publ., **217**: 5-22, 16 Abb., 1 Tab.

Ein Fund im Karwendelgebirge wird nach den Entdeckungen in N-Italien als zweiter Beleg für Pterosaurier aus den nördlichen Kalkalpen präsentiert. Der Fundhorizont liegt in den Seefeldler Schichten, und zwar in den sog. Asphalt-, Öl- oder auch Fischeschiefern des oberen Norium. Das Exemplar besteht aus gut erhaltenen Skelettelementen wie einem Jugale, isolierten Zähnen, beiden Unterkieferbögen mit Zähnen, Wirbeln, Rippen, Sternum, Scapulocoracoiden, Humerus, der ersten Flügelphalange, Becken sowie Tibia und Fibula. In dem vorliegenden subadulten Stadium erreichte das Individuum etwa 75 cm Flügelspannweite. Insbesondere nach der Ausbildung der mehrspitzigen Zähne handelt es sich wie bei den Funden aus dem Norium von N-Italien um *Eudimorphodon*, bei weitgehender Übereinstimmung mit der Form von Cene bei Bergamo ist es *Eudimorphodon cf. ranzii*. Dies folgt aus der eingehenden vergleichenden Beschreibung aller Elemente, in welche neben *Eudimorphodon* Material von *Peteinosaurus*, *Prenodactylus*, *Dimorphodon*, *Campylognathoides* und *Dorygnathus* einbezogen sind. Unterschiede zwischen den Arten *E. ranzii* und *E. rosenfeldi* bestehen, soweit derzeit belegbar, im postcranialen Skelett.

323. **Witmer, L. M., Chatterjee, S., Franzosa, J. & Rowe, T.** (2003): Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. - Nature, **425**: 950-953, 4 Abb.; London.

Verf. vergleichen das Gehirn und den vestibulären Apparat der Pterosaurier *Rhamphorhynchus muensteri* und *Anhanguera santanae*. Mit Hilfe von Computer-Tomographie sind dazu digitale Hirnausgüsse hergestellt worden. Zunächst zeigt sich, dass Pterosaurier bei gleicher neuraler Organisation im Verhältnis zur Körpermasse kleinere Gehirne als Vögel haben. Ein Unterschied, welcher auf die unterschiedliche phylogenetische Herkunft zurückgeht und kein Defizit bedeutet. Als viel ausgedehnter erweisen sich im Vergleich zu Vögeln das semizirkuläre Kanalsystem, so dass der vestibuläre Apparat sehr viel größer ist. Daraus lassen sich Hinweise auf Verhalten, Orientierung des Schädels und Körperhaltung ableiten, worin sich beispielsweise auch *Rhamphorhynchus* und *Anhanguera* unterscheiden. Die sehr ausgedehnte Region des Labyrinths steht offenbar mit besonderen Leistung des Gleichgewichtssinnes in Verbindung. Der Flocculus ist wie bei den Vögeln zunächst wichtig für die Muskulatur von Augen und Hals. Die besondere Ausdehnung des Flocculus bei Pterosauriern kann darüber hinaus nur mit ungewöhnlichen Merkmalen zusammenhängen. Da wäre speziell die Flugmembran, deren Steuerung ein großes Volumen an propriozeptiver und somatosensorischer Information erfordert.

Ergänzende Zitate

324. **Czerkas, S. A. & Mickelson, D. L.** (2002): The first occurrence of Skeletal pterosaur remains in Utah. - In: CZERKAS, S. J. (Hrsg.): Feathered Dinosaurs and the origin of flight; The Dinosaur Museum Journal, **1**: 3-13.

325. **Czerkas, S. A. & Ji, Q.** (2002): A new rhamphorhynchoid with a headcrest and complex integumentary structures. - In: CZERKAS, S. J. (Hrsg.): Feathered Dinosaurs and the origin of flight; The Dinosaur Museum Journal, **1**: 15-41.
326. **Dalla Vecchia, F. M.** (2002): Observations on the non-pterodactyloid pterosaur *Jeholopterus ningchengensis* from the Early Cretaceous of northeastern China. - *Natura Nascosta*, **24**: 8-28.
327. **Li, J., Lu, J. & Zhang, B.-K.** (2003): A new Lower Cretaceous Sinopterid pterosaur from the Western Liaoning, China. - *Acta Palaeontologica Sinica*, **42** (3): 442-447.
328. **Lu, J.** (2003): A new pterosaur: *Beipiaopterus chenianus*, gen. et sp. nov. (Reptilia: Pterosauria) from western Liaoning Province of China. - *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, **2**: 153-160.
329. **McGowen, M. R., Padian, K., De Sosa, M. A. & Harmon, R. J.** (2002): Description of *Montanazhdarcho minor*, an azhdarchid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana. - *PaleoBios*, **22** (1): 1-9.
330. **Wang, X. & Lu, J.** (2001): Discovery of a pterodactylid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning, China. - *Chinese Science Bull.*, **45** (12): 1112-1117.
331. **Wang, X., Zhou, Z., Zhang, F. & Xu, X.** (2002): A nearly complete articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and "hairs" from Inner Mongolia, northeast China. - *Chinese Science Bull.*, **47** (3): 226-230.
332. **Wang, Z. & Zhao, Z.** (2003): A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. - *Chinese Science Bull.*, **48** (1): 16-23.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. H. Haubold
 Martin-Luther-Universität
 Institut für Geologische Wissenschaften
 Von-Seckendorff-Platz 3
 D-06120 Halle/Saale

e-mail: hartmut.haubold@geo.uni-halle.de