© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. | 20 | 95–112 | München, 15. 12. 1980

Flugsaurierreste aus der Gosau-Kreide von Muthmannsdorf (Niederösterreich) – ein Beitrag zur Kiefermechanik der Pterosaurier

Von Peter Wellnhofer*)

Mit 10 Abbildungen

Kurzfassung

Aus den kohleflözführenden Schichten der Gosau-Kreide (Campan) von Muthmannsdorf (N. Ö.) werden Flugfingerglieder und ein Humerus von *Ornithocheirus* sp. sowie ein Articulare von *Ornithocheirus bunzeli* Seeley neu beschrieben. Die besondere Konstruktion des Unterkiefergelenks, wie sie auch bei *Pteranodon* anzutreffen ist, läßt ein weites Aufklappen des Schnabels zu, was mit einer Spreizung der Unterkieferäste verbunden ist. Es wird angenommen, daß diese piscivoren Flugsaurier dank ihrer starken Adduktor-Muskulatur bei weit geöffnetem Schnabel mit der Unterkieferspitze das Wasser durchpflügen und so Beute aus dem Wasser fischen konnten.

Abstract

Pterosaurian remains from the Upper Cretaceous („Gosau", Campanian) coal-bearing sediments of Muthmannsdorf (Lower Austria) consisting of wing phalanges, a humerus and an articular bone are described as *Ornithocheirus* sp. and *Ornithocheirus bunzeli* Seeley. The peculiarity of the articulation of the lower jaw, to be seen also in *Pteranodon,* points to the ability of a wide opening of the beak, while increasing the distance of the mandible rami. It is suggested that these piscivorous pterosaurs – owing to their strong adductor musculature – were able to plough the sea level with the tips of their lower jaws in order to catch prey while flying closely over the water.

*) Dr. P. Wellnhofer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 8000 München 2.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Einleitung

Von EMANUEL BUNZEL (1871) stammt die erste Bearbeitung der „Reptilienfauna der Gosau-Formation in der Neuen Welt bei Wiener Neustadt". Er berichtet über die Fundumstände, daß im Jahre 1859 Professor Suess auf den Halden des dortigen Kohlebergwerkes „auf der Felbering" (bei Muthmannsdorf) Süßwassermollusken fand und Herr Stolizcka „gleichzeitig in einem Kohlenfragmente einen kleinen Zahn entdeckte, welcher auffallend an die Zahnform von *Iguanodon* erinnerte". Gezielte Nachforschungen erbrachten in der Folgezeit „in den Mergellagen des Hangendflözes" eine dünne Lage mit weiteren Knochenresten, die nun die Grundlage der Arbeit Bunzels bildeten. Er wies das durchwegs bruchstückhafte Material den Krokodilen, Dinosauriern, Lacertiliern und Schildkröten zu.

SEELEY (1881) unterzog die von BUNZEL beschriebene Fauna einer kritischen Revision und wies neben Dinosauriern, Krokodilen, Schildkröten und Lacertiliern auch Pterosaurier nach. Seeleys Liste der Reptilienfauna der Gosau von Muthmannsdorf enthält folgende Arten:

Dinosaurier

Mochlodon suessii (BUNZEL)
Struthiosaurus austriacus BUNZEL
Crataeomys lepidophorus SEELEY
Megalosaurus pannoniensis SEELEY
Ornithomerus gracilis SEELEY
Dorathodon carcharidens (BUNZEL)
Rhadinosaurus alcimus SEELEY
Hoplosaurus ischyrus (SEELEY)

Krokodile

Crocodilus proavus SEELEY

Schildkröten

Pleuropeltus suessii SEELEY
Emys neumayri SEELEY

Lacertilier

Araeosaurus gracilis SEELEY

Pterosaurier

Ornithocheirus bünzeli SEELEY (emend.: *O. bunzeli*)

Von Interesse ist nun hier die zuletzt genannte Flugsaurierart, *Ornithocheirus bunzeli*. Seeley rechnete zu den Flugsauriern kleine Stücke von Schaftknochen und Fragmente von Flugphalangen. Er erwähnt, daß die Knochenwandstärke etwas dicker sei als bei englischen Stücken. Er zählte hierzu weiters das proximale Ende eines Humerus, des-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sen dünne Knochenwand ihm eine zweite Art anzudeuten schien. Diese Stücke waren von Bunzel nicht berücksichtigt worden.

Für allein bedeutsam hält Seeley aber nur das Articulare eines Unterkiefers, welches Bunzel (1871: 14, Taf. 6, Fig. 6–7) als *Lacerta* sp. bestimmt hatte. Für dieses Stück allein ist der Name *Ornithocheirus bunzeli* anzuwenden.

Schließlich hat F. Nopcsa (1926) die „Reptilien der Gosau in neuer Beleuchtung" betrachtet. Er gab hierzu folgende Liste:

Dinosaurier

Rhabdodon (Iguanodontidae, Ornithopoda)
Struthiosaurus (Ankylosauria)
Megalosaurus (Carnosauria)

Krokodile

Crocodylus proavus Seeley
Doratodon (Goniopholidae)

Lacertilier

Araeosaurus

Schildkröten

Emys neumayeri Seeley

Pterosaurier

Ornithocheirus (?)

Neuerdings hat Buffetaut (1979) die Krokodilier der Gosauschichten Österreichs untersucht. Bei den von Bunzel (1871) beschriebenen Krokodilierresten von Muthmannsdorf handelt es sich demnach um den Mesosuchier *Doratodon carcharidens* (Bunzel) und um Reste von Alligatoridae indet. „*Crocodylus proavus*" von Seeley (1881) auf procöle Wirbel und Röhrenknochen begründet, ist als Nomen dubium zu betrachten.

Nopcsa (1926: 522) bezieht sich bei der Besprechung des *Ornithocheirus* nur auf das Articulare, also das von Bunzel (1871) als *Lacerta* sp. abgebildete Stück und bemerkt lediglich, daß Seeley dessen Pterosauriernatur richtig erkannt habe.

Ganz im Gegensatz zu England, wo verschiedene Kreide-Lokalitäten zahlreiche Flugsaurierreste geliefert haben, blieben Funde kretazischer Pterosaurier auf dem europäischen Festland sehr selten. Wir kennen von hier bisher nur einen fraglichen Halswirbel und Zähne von cf. *Ornithocheirus sedgwicki* (Owen) aus dem Gault des Pariser Beckens (Sauvage 1882), das distale Ende eines Flugfingermetacarpale von „*Ornithocheirus*" *hilsensis* Koken aus dem Neokom von Hannover (Koken 1883), welches allerdings von O. Meyer (1884) für die Phalange eines carnivoren Dinosauriers gehalten wurde, sowie schließlich einige Flügelknochen von *Ornithocheirus hlavatschi* (Fritsch) aus dem Turon von Böhmen (Fritsch & Bayer 1905).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dem Nachweis von Pterosauriern in der Gosauformation von Niederösterreich kommt somit nicht nur lokale Bedeutung zu. Darüberhinaus liegt hier als seltener Fall ein unverdrücktes Articulare mit vollständig erhaltener Gelenkfläche vor. Es lassen sich deshalb Rückschlüsse auf die Kiefermechanik und die Lebensweise dieser Flugsaurier ziehen. Der Pterosaurierhumerus von Muthmannsdorf wird hier erstmals abgebildet.

Für die Erlaubnis, das Material untersuchen und aus der Sammlung des Paläontologischen Instituts der Universität Wien entleihen zu können, bin ich Herrn Prof. Dr. E. Thenius sehr zu Dank verpflichtet, ebenso Herrn Prof. Dr. F. Steininger und Herrn Doz. Dr. G. Rabeder. Für die Möglichkeit, ein Articulare und Quadratum von *Pteranodon* sp. aus der Sammlung des Yale Peabody Museums, New Haven, leihweise erhalten zu können, gilt mein besonderer Dank Herrn Prof. Dr. John H. Ostrom. Ebenso danke ich Frau Dr. Angela Milner für die Ausleihe von *Ornithocheirus*-Material aus dem British Museum of Natural History in London und Frau Dr. France de Broin für Material-Ausleihe aus dem Museum National d'Histoire Naturelle in Paris. Für weitere Unterstützung und zahlreiche Diskussionen geht mein Dank an Dr. C. Walker und Dr. C. Patterson, London, Dr. L. D. Martin und K. Wetstone, Lawrence, Kansas, Prof. Dr. W. A. Clemens, Berkeley, Dr. E. Buffetaut, Paris, Prof. Dr. D. Herm, Prof. Dr. W. Jung, Dr. J. Reichholf und Dipl.-Geol. H. H. Schleich, München.

Fundschicht

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts wurde im Grünbacher Kohlenrevier Steinkohle gefördert. Die 8–10 abbauwürdigen 0,5–2,5 m mächtigen Flöze waren bis in 1100 m Tiefe verfolgt worden. Im Jahre 1965 wurde die Förderung eingestellt (Thenius 1974; Tollmann 1976).

Schon Paul (1871) erwähnt, daß in den kohleführenden Mergeln des Konstantinstollens (etwa 2 km nordwestlich von Muthmannsdorf) häufig „Reste eines großen Wirbelthieres" gefunden wurden. Es dürfte sich hierbei um die Saurierknochen gehandelt haben, die Bunzel (1871) vorlagen.

Nach Plöchinger (1961) kann die Schichtfolge der Gosaumulde von Grünbach und der Neuen Welt vom Hangenden zum Liegenden folgendermaßen untergliedert werden:

- Zweiersdorfer Schichten (Dan-Paleozän)
- Inoceramenschichten (Maastricht)
- Kohleflözführende Serie mit tonigen Mergeln und Sandsteinen und Actaeonellenkalken (Campan) (Aus dieser Serie stammen die Wirbeltierreste.)
- Basiskonglomerate und -breccien bzw. Hippuriten- und Brachiopodenkalke (Ober-Santon)

Nach Thenius (1974: 135) besteht die Kohleserie des Campan aus rein marinen bis limnisch beeinflußten Sedimenten: Konglomerate, Schiefertone, Tonmergel und Sandsteine. Die „Actaeonellen"-Kalke (mit der Gattung *Trochactaeon*) zeigen dabei brachyhalin-brackisches bis limnisches Milieu an, was auch durch Kalkalgen (Charophyten) bestätigt wird. Die Kohleflöze liegen in den Schiefertonen, die ihrerseits eine reiche Flora geliefert haben: Farne, Coniferen *(Geinitzia)*, Schraubenbäume *(Pandanus)* und Palmen (*„Flabellaria"*). Zusammen mit Dinosauriern, Krokodilen, Wasserschildkröten und Flugsauriern kann auf ein damals tropisches Klima geschlossen werden. Diese Aestuarsedimente werden im Hangenden wieder von rein marinen Ablagerungen abgelöst.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beschreibung der Pterosaurier

Pterodactyloidea Plieninger 1901
Ornithocheiridae Seeley 1870

Ornithocheirus sp.
Abb. 1

Flugphalangen: Paläont. Inst. Univ. Wien, UWPI 2349/103. Es liegen fünf größere und sechs kleinere Knochenbruchstücke von 1–6 cm Länge vor, die als Pterosaurierflugfingerglieder angesprochen werden können. Trotz der Verdrückung läßt sich erkennen, daß ihr Querschnitt gerundet war, es sich somit um Pterodactyloidea und nicht um Rhamphorhynchoidea handelt, die ohnehin in der höheren Kreide nicht mehr zu erwarten gewesen wären.

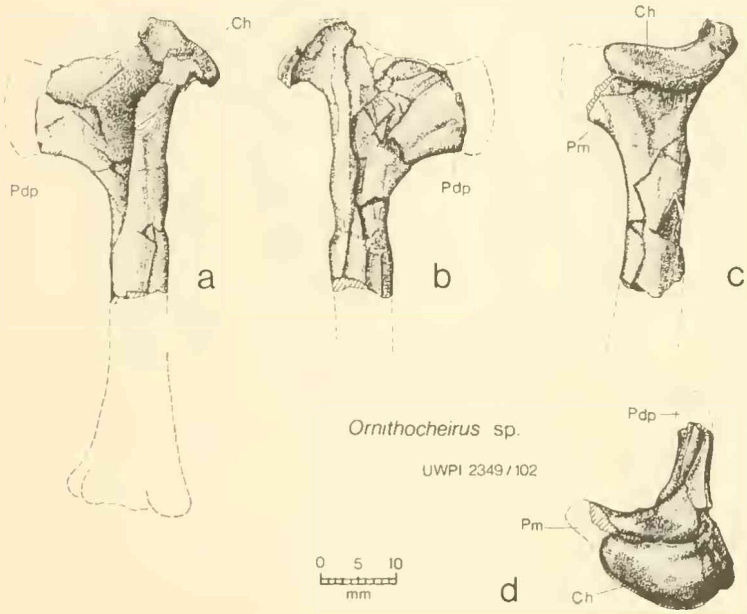


Abb. 1: *Ornithocheirus* sp., proximale Hälfte des rechten Humerus, Gosaukreide (Campan), Muthmannsdorf, Neue Welt, Niederösterreich. Paläont. Inst. Univ. Wien, Nr. UWPI 2349/102. a. Ansicht von medial, b. von lateral, c. von dorsal, d. von proximal. Abkürzungen: Ch Caput humeri, Pdp Processus deltopectoralis, Pm Processus medialis. Natürliche Größe.

Der Schaftdurchmesser beträgt beim kleinsten Stück 6 mm, beim größten bis zu 14 mm. Hier ist auch die Knochenwand mit über 2 mm stärker als bei den übrigen Exemplaren. Nur bei einem Fragment ist ein Gelenkende in seiner typischen stumpfen Form erhalten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Knochenreste sind nicht näher bestimmbar. Auch lassen sich die Längen der einzelnen Phalangen nicht rekonstruieren. Es ist anzunehmen, daß es sich um Reste verschiedener Individuen unterschiedlichen Alters, vielleicht auch verschiedener Arten handelt.

Humerus: Paläont. Inst. Univ. Wien, UWPI 2349/102. Es liegt die proximale Hälfte eines rechten Humerus vor. Der Knochen ist vielfach zerbrochen und etwas verdrückt (Abb. 1a–d). Die räumliche Anordnung von Processus deltopectoralis und medialis sowie des Caput humeri ist jedoch erhalten geblieben. Die Knochenwandstärke ist mit 0,7 mm relativ gering, der Schaft ist hohl. Der Processus medialis ist weitgehend weggebrochen und auch der äußere Rand des Deltopectoralfortsatzes fehlt. Lediglich die weit ausladende sattelförmige Gelenkfläche des Caput humeri ist nahezu vollständig erhalten.

Der Processus deltopectoralis setzt ziemlich hoch und rechtwinkelig am Schaft an und ist sehr breit. Darin unterscheidet sich dieser Humerus von *Pteranodon* und *Nyctosaurus* aus der Oberkreide von Nordamerika, aber auch von dem etwas größeren Humerus von *Ornithocheirus hlavatschi* (Fritsch) aus dem Turon von Böhmen (Fritsch & Bayer 1905: Taf. 8, Fig. 1–2). Gute Übereinstimmung ergibt sich indes mit einem auch in der Größe ähnlichen proximalen Humerusende aus dem Upper Greensand von Cambridge, welches Owen (1859: Taf. 3, Fig. 14–15) als *Ornithocheirus* sp. beschrieben hat.

Die Gesamtlänge des vorliegenden Humerus läßt sich mit ungefähr 65 mm rekonstruieren. Daraus kann auf einen Flugsaurier mit einer Spannweite von 150–175 cm geschlossen werden. In diese Größenordnung passen auch die größeren Flugphalangenbruchstücke.

Ornithocheirus bunzeli Seeley 1881
Abb. 2

1871 *Lacerta* sp. – Bunzel, S. 14, Taf. 6, Fig. 6–7
1881 *Ornithocheirus bunzeli.* – Seeley, S. 701
1926 *Ornithocheirus* ? – Nopcsa, S. 522
1978 „*Ornithocheirus*" *bunzeli* Seeley. – Wellnhofer, S. 59

Holotypus: Original zu Bunzel 1871, Taf. 6, Fig. 6–7. Paläontologisches Institut der Universität Wien, UWPI 2349/101.

Stratum typicum: Campan, kohleflözführende Serie der Gosau.

Locus typicus: Muthmannsdorf, Neue Welt, Niederösterreich.

Beschreibung: Es handelt sich um ein linkes, hinteres Ende eines Unterkiefers von 34 mm Länge. Eindeutige Knochennähte sind nicht zu erkennen, jedoch dürfte der größte Teil des vorliegenden Knochenstückes durch das Articulare gebildet werden. Besonders auffallend ist ein langer, kräftiger Retroarticularfortsatz von etwa 20 mm Länge. Seine obere Kante bildet gegenüber der Oberkante des praearticularen Kieferabschnittes (Supraangulare) einen Winkel von 135°. Orientiert man den Oberrand des Supraangulare horizontal, so knickt die Oberkante des Retroarticularfortsatzes unter einem Winkel von 45° nach unten ab.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

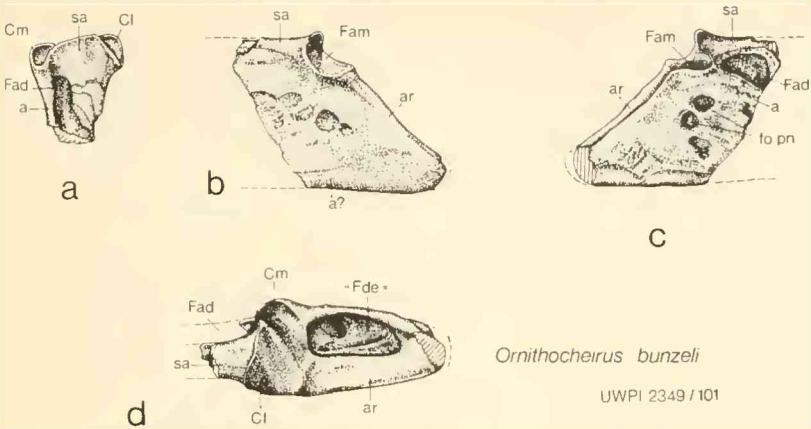


Abb. 2: *Ornithocheirus bunzeli* SEELEY, Hinterende des linken Unterkieferastes, Holotypus, Gosaukreide (Campan), Muthmannsdorf, Neue Welt, Niederösterreich. Paläont. Inst. Univ. Wien, Nr. UWPI 2349/101. a. Ansicht von vorne, b. von lateral, c. von medial, d. von dorsal. Abkürzungen: a Angulare, ar Articulare, Cl Cotylus lateralis, Cm Cotylus medialis, Fad Fossa adductoria, Fam Fossa articularis mandibulae, „Fde" Fossa depressoria, fo pn Foramen pneumaticum, sa Supraangulare. Natürliche Größe.

Die Fossa articularis mandibulae ist in der hinteren Ebene des Retroarticularfortsatzes gelegen, d. h. sie weist ebenfalls unter einem Winkel von 45° nach hinten oben gegen das Quadratumgelenk. Die Breite des Unterkiefergelenkes beträgt 13 mm. Es stellte offenbar die breiteste Stelle des Unterkieferastes dar. Die Fossa articularis wird durch einen kräftigen, schräg von anteromedial nach posterolateral verlaufenden Wulst in zwei Gelenkgruben geteilt. Die laterale Gelenkfläche (Cotylus lateralis) hat dabei einen annähernd dreieckigen Umriß, ist nach lateral weit ausladend und wird vorne durch eine gegen das Supraangulare aufgeworfene, leicht geschwungene, scharfe Kante begrenzt. Der mediale Abschnitt der Fossa articularis (Cotylus medialis) ist etwas schmäler, vorne gegen das Angulare herabgezogen und wird an seiner Medialseite von einer hochgezogenen, vermutlich vom Angulare gebildeten Aufwölbung abgeschlossen.

Nach hinten ist die Fossa articularis nicht so scharf begrenzt wie an ihrer Vorderseite. Hinter ihrem medialen Teilgelenk befindet sich auf dem Retroarticularfortsatz eine längsovale, tiefe Grube von 13 mm Länge und 5,5 mm maximaler Breite. SEELEY (1881: 701) betrachtete sie als „pneumatic foramen". Wahrscheinlich inserierte hier eine kräftige Depressor-Muskulatur, weshalb diese Grube als „Fossa depressoria" bezeichnet werden könnte. Eine ähnliche, wenn auch relativ kleinere Grube kann auch bei *Pteranodon* und *Ornithocheirus* beobachtet werden (Abb. 3c, 4c).

Mit dem Sandstrahlgerät gelang es, die Sedimentfüllung dieser Grube zu entfernen. Die Fossa erwies sich dabei als recht tief, ihr Boden fällt schräg nach vorne ab und mündet im vorderen Teil in ein trichterförmig eingesenktes Foramen (n. chorda tympani). Hinter dem lateralen Teilgelenk des Articulare erstreckt sich eine bis zu 5 mm breite, die ganze Länge des Retroarticularfortsatzes einnehmende Fläche. Das Hinterende ist etwas beschädigt, war aber ursprünglich gerundet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Öffnungen und Vertiefungen in der Außenfläche des Unterkieferbruchstückes sind auf Verdrückung und Beschädigung zurückzuführen. Die unversehrte Knochenoberfläche ist glatt. Nach ventral verjüngt sich der Mandibelast und ist an seiner Unterkante wohlgerundet. Die Medianseite wird wahrscheinlich ganz vom Angulare gebildet. Ventral der Fossa articularis finden sich drei größere Foramina, deren Bedeutung unklar ist, die aber vielleicht Foramina pneumatica sind. Eine Verbindung zum Foramen Nervi chorda tympani ist nicht ersichtlich.

Vor der medialen Gelenkfläche der Fossa articularis öffnet sich eine tiefe, relativ breite Fossa adductoria (= Fenestra mandibularis), die an der Medianseite und unten durch die dünne Wand des Angulare, lateral und oben von einem kräftigen Supraangulare eingerahmt wird. Ihre Erstreckung nach vorne ist unbekannt, da 12 mm vor dem Articulargelenk der Unterkiefer abgebrochen ist.

Systematische Stellung: Obwohl besonders aus dem Cambridge Greensand zahlreiche Reste von *Ornithocheirus* beschrieben worden sind, ist die Gattung ungenügend charakterisiert. Das liegt vor allem an der durchwegs bruchstückhaften Erhaltung der Knochenreste, am völligen Fehlen vollständiger Schädel oder zusammengehöriger Skeletteile.

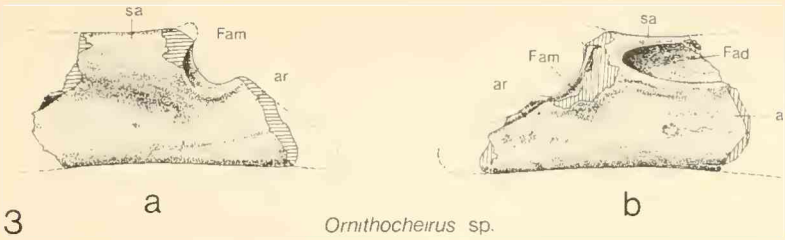
Eine Typusart war für *Ornithocheirus* ursprünglich nicht festgelegt worden. SEELEY (1869) hatte für die Sammlung des Woodwardian Museum (heute Sedgwick Museum) in Cambridge einen „Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia" verfaßt, in dem sich auch die Gattungsbezeichnung *Ornithocheirus* findet. Im folgenden geht aber nicht klar hervor, welche Art er zu dieser Gattung stellt. Als Merkmal gibt SEELEY an „no teeth anterior to the palate" und führt an erster Stelle *Pterodactylus simus* OWEN 1861 an. Aber gerade diese Art ist bis zur Schnauzenspitze stark bezahnt. OWEN (1874) hat sie später als eigene Gattung, *Criorhynchus*, abgetrennt. Später charakterisierte SEELEY (1870) die Gattung *Ornithocheirus* so: „Teeth are prolonged anterior to the muzzle, and the palate has a longitudinal ridge."

Nach WELLNHOFER (1978) kann als Gattungsdiagnose für *Ornithocheirus* gelten: „Schädel lang, sehr schlank, mit lateral komprimierter Schnauze mit mehr oder weniger stumpfem oder zugespitztem Ende. Bezahnung mit kurzen, kräftigen, gleichförmigen Zähnen von der Schnauzenspitze bis weit nach hinten. Zahnabstand mehr als eine Zahnbreite, Zahnquerschnitt rundlich bis flach-oval, Oberfläche sehr fein gerieft. Gaumendach mit medianem Längskiel, dem auf der Dorsalseite der Unterkiefersymphyse eine von zwei Wülsten begrenzte Rinne entspricht. Bezahnte Kieferränder parallel (im Bereich der Unterkiefersymphyse). Querschnitt der Kiefer triangulär. Nasopräorbitalöffnung größer als die hochliegende Orbita. Scapula distal verdickt und mit einem Notarium gelenkend. Proximale Tarsusreihe mit der Tibia verwachsen, Fibula meist nicht mehr selbständig. Ein Parietalkamm ist nicht ausgebildet."

Aufgrund der oben gegebenen Charakterisierung ist eine eindeutige Zuordnung der vorliegenden Pterosaurierreste aus der Gosau zur Gattung *Ornithocheirus* nicht möglich, ebensowenig wie die zahlreicher anderer zu dieser Gattung gestellten, überwiegend fragmentarischen Reste aus der Unter- und Oberkreide von England, Norddeutschland und Böhmen.

Vergleiche und Beziehungen: Der Unterkieferrest von *Ornithocheirus bunzeli* stimmt mit keinem anderen bisher bekannten Pterosaurier-Unterkiefer völlig überein. Insbesondere konnte bei anderen Flugsauriern ein so großer und eigentümlich aus-

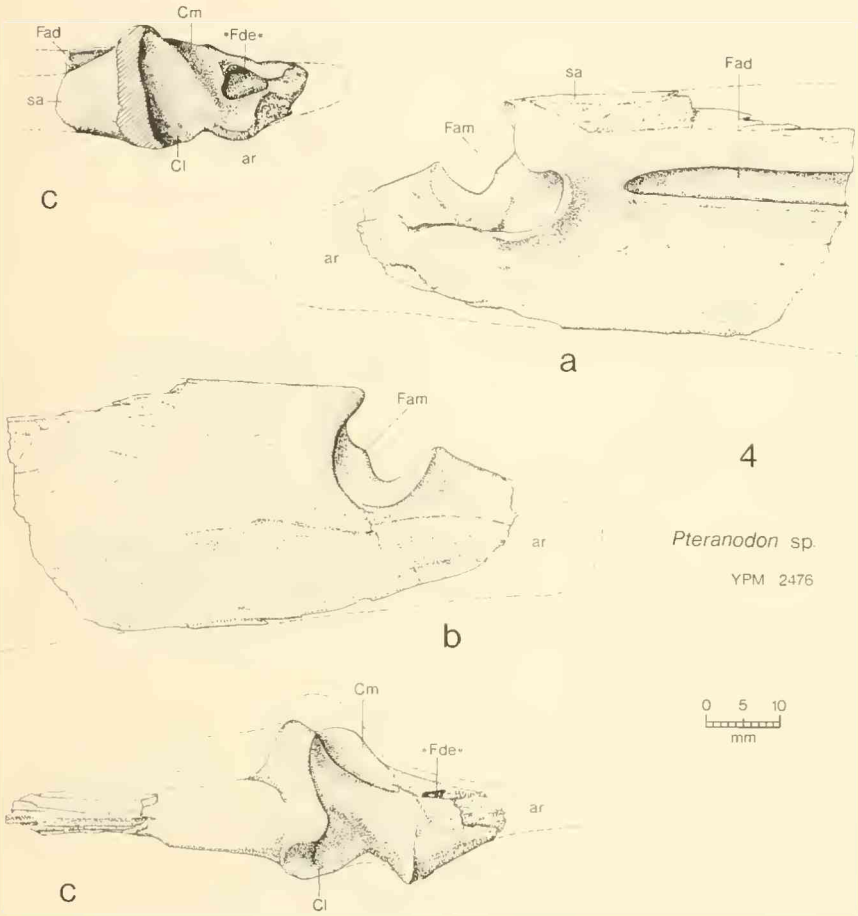
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



3

Ornithocheirus sp.

BM R 557



4

Pteranodon sp.

YPM 2476

Abb. 3: *Ornithocheirus* sp., Hinterende des linken Unterkieferastes, Cambridge Greensand (Cenoman), Cambridge. Brit. Mus. (Natural Hist.) London, Nr. R 557. a. Ansicht von lateral, b. von medial, c. von dorsal. Abkürzungen wie Abb. 1. Natürliche Größe.

Abb. 4: *Pteranodon* sp., Hinterende des linken Unterkieferastes, Niobrara Formation (Santon – Untercampan), Kansas; Orig. zu EATON 1910: Taf. 5, Fig. 4 u. 6; Yale Peabody Museum, New Haven, Nr. YPM 2476. a. Ansicht von medial, b. von lateral, c. von dorsal. Abkürzungen wie Abb. 1. Natürliche Größe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gebildeter Retroarticularfortsatz nicht beobachtet werden. Nur ganz wenige Funde bieten sich zu einem näheren Vergleich an:

Ornithocheirus sagittirostris (Owen) aus dem Wealden von Sussex, England. Es handelt sich um einen unvollständig erhaltenen Unterkiefer (Owen 1874: 3, Taf. 2, Fig. 1–8; Wellnhofer 1978: 58, Abb. 28). Die rechte Articularregion ist erhalten und zeigt die typische, starke Verbreiterung der Fossa articularis auf der Lingualseite. Ebenso scheint eine Schrägteilung der Gelenkfläche ausgebildet zu sein, die wie bei *O. bunzeli* schräg von medial vorne nach lateral hinten verläuft. Leider fehlt der Retroarticularfortsatz bei *O. sagittirostris,* so daß hier keine Vergleiche möglich sind. Legt man die Breite der Fossa articularis zugrunde, so kann auf der Basis dieses Unterkiefers die Unterkieferlänge von *O. bunzeli* berechnet werden. Sie dürfte etwa 25 cm betragen haben.

Ein weiteres Vergleichsexemplar fand sich im British Museum (Natural History), London, unter dem Pterosauriermaterial aus dem Cambridge Greensand. Es handelt sich um ein linkes Unterkiefergelenkende (R 557), das ursprünglich als „? *Ornithocheirus* (?) *simus* Owen" bestimmt war, aber niemals veröffentlicht wurde (Abb. 3a–c). Sollte die Artbestimmung zutreffen, so wäre das Stück der Gattung *Criorhynchus* zuzuweisen, wofür allerdings keinerlei Anhaltspunkte gegeben sind. Etwas kleiner als das Unterkieferstück von *O. sagittirostris* aus dem Wealden, zeigt es mit *O. bunzeli* übereinstimmende Merkmale. Die Fossa articularis ist wie dort schräg geteilt. Ebenso ist eine tiefe Fossa adductoria ausgebildet. Der kräftige Retroarticularfortsatz ist zum Teil erhalten, muß aber kürzer gewesen sein als bei *O. bunzeli.* Bemerkenswerterweise läßt sich auch hier eine „Fossa depressoria" feststellen, die kleiner ist als bei *O. bunzeli.* Dieses Unterkieferfragment stammt von einem größeren Tier als es *O. bunzeli* war. Die Höhe der Mandibel vor der Fossa articularis war jedoch geringer, was bedeutet, daß *O. bunzeli* einen relativ hohen Unterkiefer besaß. Die bei letzterem beobachteten Foramina auf der Lingualseite fehlen sowohl am Stück aus dem Cambridge Greensand als auch am Unterkiefer von *O. sagittirostris* aus dem Wealden.

Auch von *Pteranodon* sp. aus der Niobrara-Formation (Santon – Untercampan) von Kansas sind räumlich erhaltene Unterkiefergelenke bekannt. Eaton (1910: 4, pl. 5) beschreibt ein Quadratum mit zugehörigem Articulare, welches ich aus dem Yale Peabody Museum entleihen konnte (YPM 2476) (Abb. 4, 6, 7). Auch hier ist die Fossa articularis mandibulae schräggeteilt, und auf dem Retroarticularfortsatz finden sich trotz einiger Verdrückung Anzeichen einer „Fossa depressoria". Der Retroarticularfortsatz fällt aber auch bei *Pteranodon* nicht so schräg nach hinten ab wie bei *O. bunzeli* und war relativ kürzer.

Plieninger (1901: 79, Taf. 5, Fig. 3–5) beschrieb *Pteranodon*-Material von Kansas aus der Bayerischen Staatssammlung in München, das leider im Zweiten Weltkrieg verloren gegangen ist. Darunter befand sich auch ein Quadratum, dessen Gelenk ebenfalls die typische, dem Articulare entsprechende Schrägteilung aufwies.

Zwar sind nach Gingerich (1972) auch bei den Kreidevögeln *Ichtyornis* und *Hesperornis* paarige, schräggestellte Articularfacetten im Unterkiefergelenk ausgebildet. Das Unterkieferstück von *O. bunzeli* kann aber keineswegs mit diesen verglichen werden, da bei beiden, wie bei Vögeln allgemein, der Retroarticularfortsatz sehr kurz entwickelt ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Kiefermechanik bei Pterosauriern

Die Konstruktion des Unterkiefergelenkes, wie sie hier bei *Ornithocheirus bunzeli* aus der Gosaukreide beobachtet werden kann, gestattet unmittelbare Rückschlüsse auf die Kiefermechanik, und daraus abgeleitet auf die Kiefermuskulatur und die Art der Nahrungsaufnahme.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Fossa articularis mandibulae eine Schrägteilung in zwei Cotyli aufweist. Diesem so gestalteten Articulargelenk entspricht ein Quadratumgelenk, das in Form einer Schraubenfläche ausgebildet ist. Die Morphologie des Quadratumgelenkes ist an *Pteranodon* sp. (YPM 2476) sehr schön zu beobachten (Abb. 6b). Es besteht aus zwei spiralig mediolateral verlaufenden Wülsten, die bei geschlossenem Kiefer in die beiden Articularcotyli eingreifen. Sie sind getrennt durch einen tiefen, ebenso spiralig verlaufenden Sulcus, der das Gegenstück zu dem die Articularcotyli teilenden Wulst darstellt.

Beim Öffnen des Unterkiefers gleitet nun das Articulare-Doppelgelenk am Quadratum schraubenartig nach unten und zugleich nach außen. Da linke und rechte Seite spiegelbildlich sind, sind auch die Unterkiefergelenke gegensinnig, d. h. das linke Kiefergelenk ist funktionell als Rechtsschraube, das rechte als Linksschraube ausgebildet. Das bedeutet, daß die Mandibeläste beim Öffnen der Kiefer auseinandergespreizt werden (Abb. 7) und zwar um so mehr, je weiter der Schnabel geöffnet wird.

Durch direkte Bewegungsversuche an den zusammengehörigen Articulare und Quadratum von *Pteranodon* sp. (YPM 2476) konnte ein maximaler Öffnungswinkel der Kiefer von etwa 65° ermittelt werden. Dabei wird dank der Auswärtsschraubung des Unterkieferastes der Retroarticularfortsatz lateral am Quadratum vorbeigeführt. Wäre nur ein einfaches Scharniergelenk vorhanden, so könnte der Kiefer nur 40° weit geöffnet werden, weil der Retroarticularfortsatz durch den Hinterrand des Quadratums gestoppt würde.

Die besondere Konstruktion des Unterkiefer-Schraubengelenks ermöglicht aber nicht nur eine größere Öffnung des Schnabels, sondern führt durch den oben beschriebenen Spreizeffekt auch zu einer Vergrößerung der lichten Weite der Mandibeläste. Darauf hat schon Eaton (1910: 4) aufmerksam gemacht und erwähnt, daß auch beim Pelikan durch ein entsprechendes Suspensorium die Unterkieferäste geweitet werden, wodurch die Eingangsöffnung in den Kehlsack vergrößert wird.

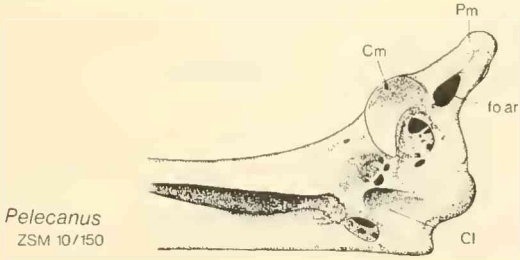


Abb. 5: *Pelecanus rufescens*, Gelenk des linken Unterkieferastes von dorsal, rezent. Zool. Staatssammlung München, Nr. 10/150. Pm Processus medialis, fo ar Foramen articulare. Natürliche Größe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zu Vergleichszwecken konnte ich einen Schädel von *Pelecanus rufescens* (Zool. Staatssammlung München, Nr. 10/150) heranziehen. Die Unterkiefergelenkung von *Pelecanus* weist zwar nicht die spiralige Gelenkstruktur wie bei *Ornithocheirus* und *Pteranodon* auf, jedoch sind auch hier zwei getrennte, schräg zueinander angeordnete Cotyli im Articulare ausgebildet (Abb. 5), die im Zusammenwirken mit den entsprechenden Gelenkhöckern des Quadratums beim Öffnen des Schnabels eine zwangsläufige Erweiterung der Unterkieferäste bewirken. Bei maximaler, d. h. nahezu rechtwinkeliger Öffnung des Schnabels wird der Unterkiefer an den freien Enden um etwa 1 cm gespreizt. Bei einer Unterkieferlänge von 41 cm erbringt das eine Vergrößerung der Mandibelöffnung um rund 20 cm^2 oder immerhin um etwa 25%.

Diese Wirkung der Weitung der Unterkieferäste dürfte bei den Pterosauriern in jedem Falle geringer gewesen sein, da hier stets eine mehr oder weniger lange Unterkiefersymphyse den vorderen Abschnitt fixiert hat. Doch ist auch bei den Pterosauriern dieser Kiefermechanismus sehr wahrscheinlich mit dem Vorhandensein eines Kehlsackes in Verbindung zu bringen.

Aus der Kiefermechanik von *Pteranodon* geht hervor, daß eine weite Öffnung des Schnabels möglich und für den Fischfang während des Fluges auch nötig war. Bei *Ornithocheirus bunzeli* ist der Retroarticularfortsatz noch mächtiger entwickelt als bei *Pteranodon*. Das Schraubengelenk des Unterkiefers erlaubte aber wohl auch hier das laterale Vorbeigleiten dieses Fortsatzes am Quadratum, das generell bei den Pterodactyloidea in sehr flachem Winkel nach vorne geneigt ist.

Hier erhebt sich natürlich die Frage nach der Funktion eines so stark ausgeprägten Retroarticularfortsatzes. Der Insertion des M. depressor mandibulae genügten wohl die Ränder der hier als „Fossa depressoria" bezeichneten Grube auf der schräg abfallenden Hinterseite dieses Fortsatzes. Der Ursprung dieses Muskels dürfte am Squamosum, Parietale und Exoccipitale gelegen haben, wenn wir die typische Reptilausprägung annehmen. Bei *Pteranodon* mag auch der Übergang zum Parietalkamm als Ursprungsfläche für den M. depressor mandibulae in Frage kommen. In jedem Falle ergibt sich hieraus ein sehr flacher Verlauf der wirkenden Zugkräfte, die nur bei entsprechend stark nach hinten abfallendem Processus retroarticularis einen ausreichenden Angriffspunkt finden.

Bei der wahrscheinlichen Ernährungsweise dieser Flugsaurier – Eintauchen der Unterkieferspitze ins Wasser während des Fluges und rasches Hochschnellen, um die Beute in den Kehlsack zu befördern – kam die Hauptbelastung nicht auf die Depressor- sondern auf die Adduktormuskeln zu. Die Insertion der tiefer gelegenen Teile des M. adductor mandibulae erfolgte an der Innenseite der Mandibeläste, und hier an den Rändern der Meckel'schen Grube (Fossa adductoria), die sowohl bei *Pteranodon* als auch bei *Ornithocheirus* eine ausgedehnte Erstreckung aufweist. Der Ursprung dieses Muskels dürfte am Innen- und Unterrand der Nasopraeorbitalöffnung gelegen haben, also im wesentlichen am Maxillare und Jugale (Abb. 8).

Bei Krokodilen wird die Hauptmasse der Kieferadduktoren durch die vorderen und hinteren Pterygoid-Muskeln gebildet (Schumacher 1973: 145). Nach Wettstein (1937) entspringt der M. pterygoideus anterior bei Krokodilen auf einer großen Strecke im Innern der Schnauzenbasis unter der Orbita vom Maxillare, Palatinum und Pterygoid, zieht zuerst horizontal caudalwärts und biegt dann latero-ventral um, um an der Innenseite des Angulare zu inserieren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

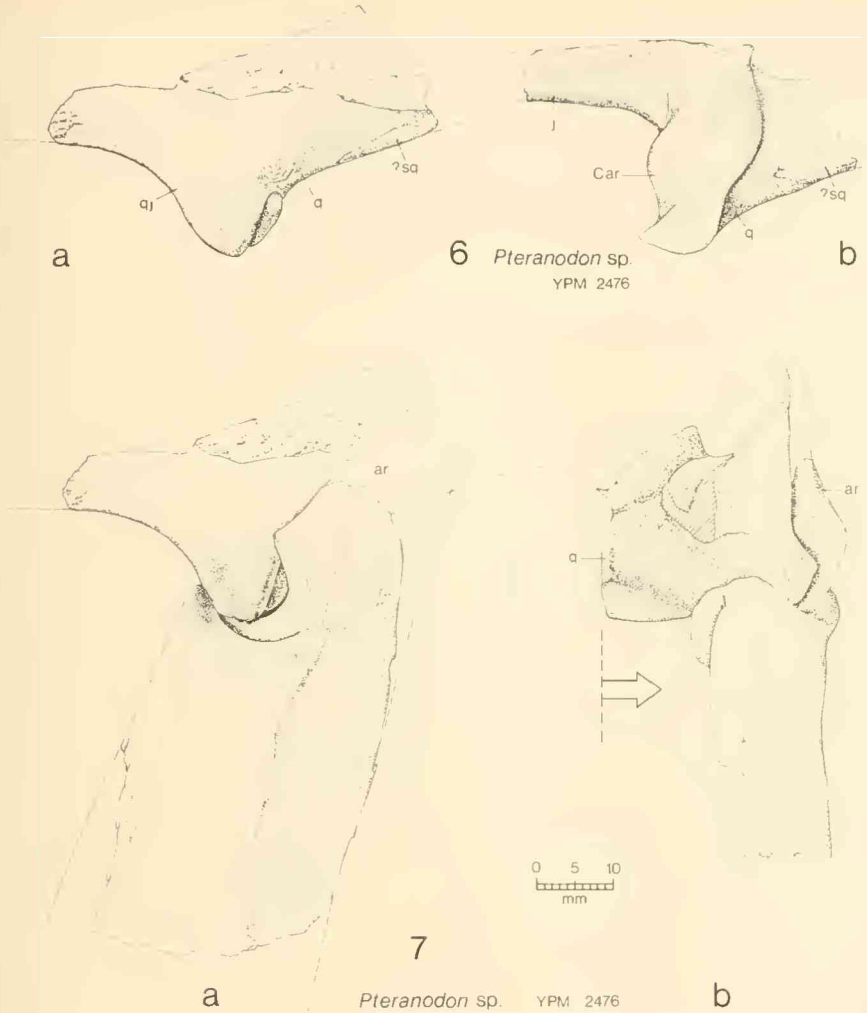


Abb. 6: *Pteranodon* sp., Quadratum, Niobrara Formation (Santon – Untercampan), Kansas; Orig. zu EATON 1910: Taf. 5, Fig. 4 u. 5; Yale Peabody Museum, New Haven, Nr. YPM 2476. a. Ansicht von lateral, b. von ventral.

Abb. 7: *Pteranodon* sp., wie Abb. 6, Quadratum im Gelenkverband mit dem Unterkiefer (vgl. Abb. 4) bei maximaler Öffnung des Schnabels. a. Ansicht von lateral, b. von vorne. Zu beachten ist das Vorbeigleiten des Retroarticularfortsatzes am Quadratum, verbunden mit einer lateralen Verschiebung des Unterkiefers nach außen. C ar Condylus articularis des Quadratums, j Jugale, q Quadratum, qj Quadratojugale, sq Squamosum. Natürliche Größe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

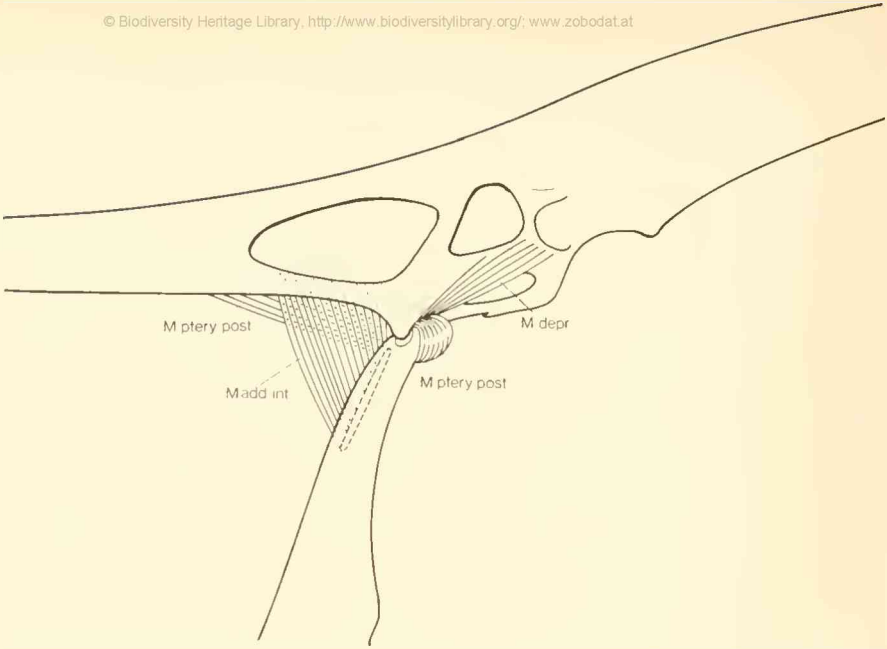


Abb. 8: Vermutete Kiefermuskulatur bei Pterosauriern am Beispiel von *Pteranodon* bei maximaler Öffnung des Schnabels. Der Musculus pterygoideus posterior (M. ptery. post.) inseriert am Retroarticularfortsatz und verstärkt die Wirkung der Adduktormuskeln. Es ist nur die tiefere Partie des M. adductor mandibulae (M. add. int.) eingezeichnet. Die Depressormuskeln (M. depr.) inserieren an der Hinterseite des Retroarticularfortsatzes und haben ihren Ursprung möglicherweise noch am Beginn des Parietalkammes.

Auch bei den Vögeln erlangt die Pterygoideus-Muskulatur unter den Mandibeladduktoren die kräftigste Entfaltung. Die Hauptmasse des M. pterygoideus inseriert bei ihnen medial vom Kiefergelenk am Processus mandibularis internus (Proc. medialis), der vom Articulare oder vom Articulare und Angulare gebildet wird. Seinen Ursprung nimmt dieser Muskel am Palatinum und Pterygoid, teils auch an der mediocaudalen Ecke des Maxillare (STRESEMANN 1927).

Entsprechend der Schädelkonstruktion dürfte der M. pterygoideus anterior bei den Pterosauriern im wesentlichen am Palatinum und Pterygoid seinen Ursprung genommen haben und zur Innenfläche des Angulare verlaufen sein.

Der M. pterygoideus posterior funktioniert bei den Krokodilen als gebogener Hebel (SCHUMACHER 1973: 139). Er inseriert an der Innenseite des Retroarticularfortsatzes, wölbt sich hinten um diesen herum und entspringt an der Schädelbasis. Ein ähnlicher Verlauf dieses Muskels wäre auch bei Pterosauriern denkbar (Abb. 8).

Eine Kontraktion der Pterygoideus-Muskeln resultiert in einer Kieferadduktion, die die Wirkung des M. adductor mandibulae verstärkt. Die ungewöhnliche Größe des Processus retroarticularis fände so eine sinnvolle Erklärung.

Bei *Ornithocheirus* und *Pteranodon* muß also eine außerordentlich starke und effektive Adduktormuskulatur der Kiefer entwickelt gewesen sein. Es ist wahrscheinlich, daß auch andere Pterodactyloidea, bei denen der Retroarticularfortsatz relativ groß entwickelt ist, einen ähnlichen Kiefermechanismus besessen haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

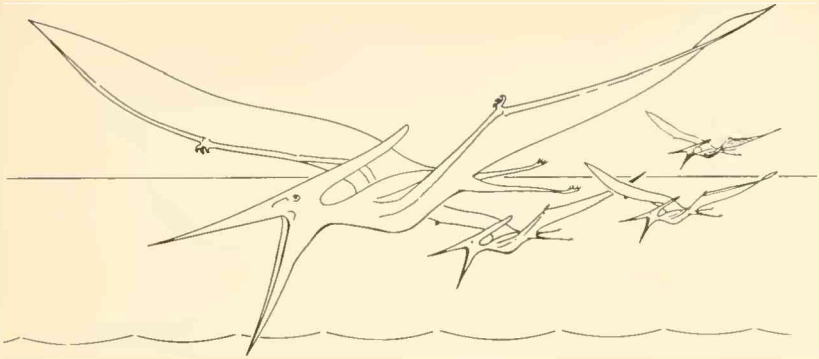


Abb. 9: Lebensbild von *Pteranodon*. Dicht über dem Wasser hinfliegend konnte er den spitzen Unterkiefer weit herabklappen um Beute zu fangen. Auch die Ornithocheiriden und möglicherweise auch andere piscivore Pterosaurier waren dazu in der Lage.

Die Art der Nahrungsaufnahme dieser Pterosaurier machte eine mächtig entwickelte Adduktormuskulatur erforderlich. Daß sie piscivor waren, wissen wir aus fossilen Mageninhalten. Dicht über dem Wasser hinfliegend konnten sie den langen Unterkiefer weit herabklappen und damit das Wasser durchpflügen, um Beute zu fangen. Den Kräften, die beim Eintauchen ins Wasser auf den Unterkiefer wirkten, standen die Zugkräfte der Adduktor-Pterygoideus-Muskulatur entgegen. Bei relativ unveränderter Kopfhaltung während der Jagd nach Beute wäre auch die Schwerpunktverlagerung nicht so bedeutend, wie sie bei der von Bramwell & Whitfield (1974: 575) angenommenen Art des Beutefangs – Eintauchen von Ober- und Unterkiefer ins Wasser – auftreten würde.

Freilich bleibt zu klären, wie es *Pteranodon* und andere Flugsaurier fertigbrachten, nur mit Hilfe der schmalen, zahnlosen Unterkieferspitze einen Beutefisch aufzunehmen und in den Kehlsack zu befördern. Unter den heutigen Vögeln nehmen die Scherenschnäbel der Gattung *Rhynchops* (Familie Laridae) ihre Beute aus dem Wasser auf, indem sie dicht über dem Wasserspiegel hinfliegen und dabei ihren Unterschnabel eintauchen. *Rhynchops* hat einen langen, lateral komprimierten Schnabel. Der Unterschnabel ist vorne sehr dünn und überragt den Oberschnabel (Abb. 10). Nach Stresemann (1932: 470) fliegt der Scherenschnabel mit flachen Flügelschlägen über die Wasseroberfläche hin, „beugt den von einem kräftigen Hals getragenen Kopf schräg hinab und läßt mit halb geöffneter Mundspalte etwa das Spitzendrittel des Unterschnabels im Wasser gleiten, um dann, wenn er auf eine Beute (kleine Fischchen, vorwiegend aber wohl Entomostraken) stößt, eine rasche Schnappbewegung zu machen oder den Kopf so zu halten, daß der Bissen entlang der oberen Schneide des Unterschnabels in die Mundhöhle gleitet". Eine ähnliche Art des Beutefangs ist auch bei *Pteranodon* und anderen piscivoren Pterosauriern vorstellbar.

Schon Abel hat 1912 (S. 538) und 1925 (S. 133) aufgrund des Vergleichs der Unterkieferausbildung von *Rhynchops* mit *Rhamphorhynchus* den Schluß gezogen, daß dieser Oberjura-Flugsaurier dieselbe Ernährungsweise gehabt haben muß wie der heutige Scherenschnabel. Der Unterkiefer von *Rhamphorhynchus* endet vorne in einer zahnlosen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Spitze, die noch durch eine Hornscheide verlängert (WELLNHOFER 1975: 12) und dorsal ebenso wie ventral in der Mittellinie mit einer scharfen Kante versehen war. Bei *Rhamphorhynchus longicaudus* (MÜNSTER) ist das Vorderende des Unterkiefers sogar zu einer lateral komprimierten Schneide verlängert, die den Oberkiefer überragt, und ist somit

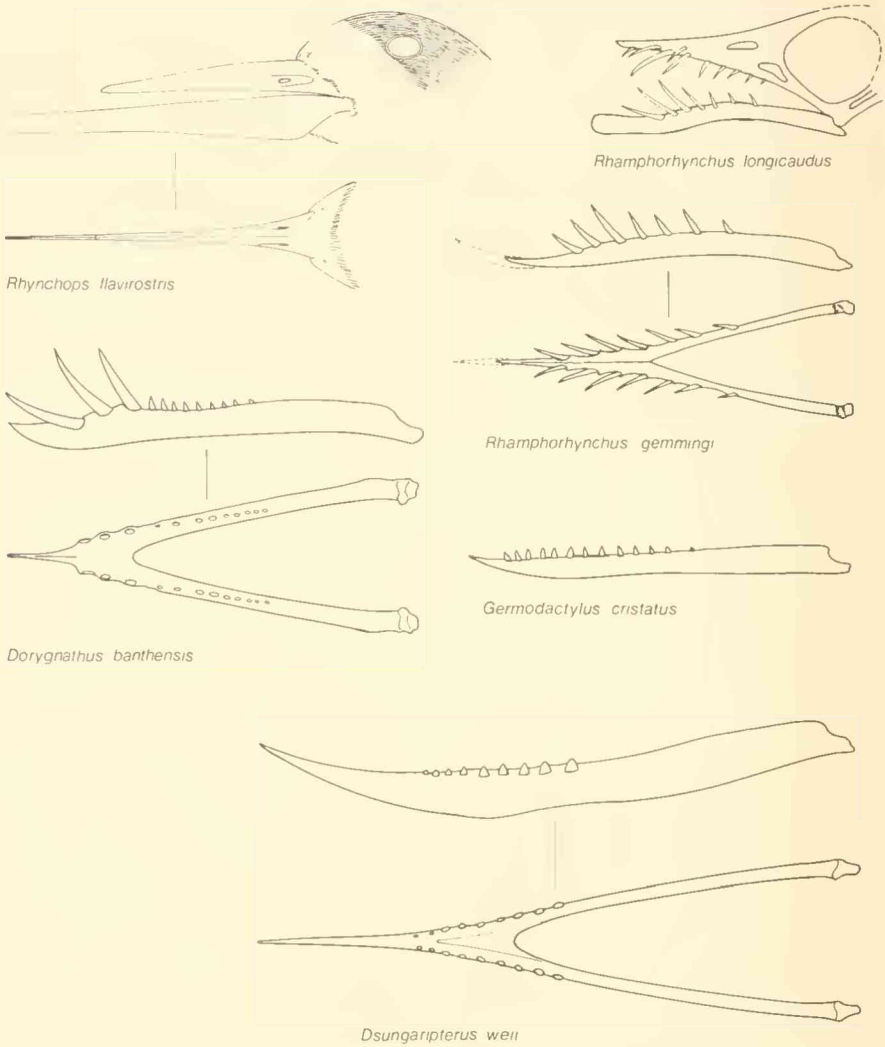


Abb. 10: Vergleich verschiedener Flugsaurier-Unterkiefer mit dem rezenten Scherenschnabel, *Rhynchops flavirostris* VIEILLOT. *Dorygnathus banthensis* (THEODORI), Oberer Lias; *Rhamphorhynchus longicaudus* (MÜNSTER), *Rhamphorhynchus gemmingi* H. v. MEYER, *Germanodactylus cristatus* (WIMAN), Oberer Jura; *Dsungaripterus weii* YOUNG, Untere Kreide. Nicht maßstäblich.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verblüffend ähnlich wie bei *Rhynchops*. Im übrigen lassen sich nicht nur bei *Rhamphorhynchus* und den Pteranodontiden diese besonderen Unterkieferformen beobachten, sondern auch bei einer Reihe anderer Flugsauriergattungen, wie z. B. bei den liassischen *Dorygnathus* und *Campylognathoides*, bei der Oberjuragattung *Germanodactylus* und besonders auffallend ausgeprägt beim unterkretazischen *Dsungaripterus* von Sinkiang (China). Dessen unbezahnte Kieferenden sind schmal und zu einer langen nach oben gebogenen Spitze verlängert (Abb. 10).

Auch *Ornithocheirus* hatte schmale Kiefer obgleich sie bis zum Vorderende mit spitzen Zähnen besetzt waren. Aufgrund der hier beschriebenen Ausbildung der Unterkiefergelenkung darf aber auch für diese Gattung eine Art der Nahrungsaufnahme angenommen werden, wie sie für die oben genannten Gattungen wahrscheinlich ist, nämlich durch Eintauchen der Unterkieferspitze ins Wasser während des Fluges.

Inwieweit hier die mögliche Funktion des Parietalkammes von *Pteranodon* berücksichtigt werden muß, bleibt ungewiß. Die Annahme, daß er als Ursprungsfläche für Kiefermuskeln gedient habe (EATON 1910), ist nach den hier dargelegten Beobachtungen ebenso unwahrscheinlich, wie die Ansicht von MATEER (1974), der Parietalkamm hätte als Ursprungsfläche eines M. rectus capitis superior gedient, der die beim Eintauchen des Unterkiefers ins Wasser auftretenden Zugkräfte am Schädel neutralisiert hätte. Dagegen spricht auch, daß weder der Pteranodontide *Nyctosaurus*, noch *Ornithocheirus* einen Parietalkamm besessen haben.

Schriftenverzeichnis

ABEL, O. (1912): Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. – 708 S., 470 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).

ABEL, O. (1925): Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere. – 327 S., 255 Abb.; Jena (G. Fischer).

BUFFETAUT, E. (1979): Revision der Crocodylia (Reptilia) aus den Gosau-Schichten (Ober-Kreide) von Österreich. – Beitr. Paläont. Österr., 6: 89–105, 3 Abb., 3 Taf.; Wien.

BUNZEL, E. (1871): Die Reptilfauna der Gosau-Formation in der Neuen Welt bei Wiener-Neustadt. – Abh. K. K. Geol. R. A., 5 (1): 1–18, 8 Taf.; Wien.

BRAMWELL, C. D. & WHITFIELD, G. R. (1974): Biomechanics of *Pteranodon*. – Phil. Trans. Roy. Soc. London (B), 267: 503–581; London.

EATON, G. F. (1910): Osteology of *Pteranodon*. – Mem. Connecticut Acad. Arts Sci., 2: 38 S., 31 Taf.; New Haven.

FRITSCH, A. (1881): Über die Entdeckung von Vogelresten in der böhmischen Kreideformation. – Sitz.-Ber. K. Böhm. Ges. Wiss., 1880: 85, Fig. 45; Prag.

FRITSCH, A. & BAYER, F. (1905): Neue Fische und Reptilien aus der böhmischen Kreideformation. – 34 S., 34 Abb., 9 Taf.; Prag (Selbstverlag).

GINGERICH, P. D. (1972): A new partial Mandible of *Ichthyornis*. – The Condor, 74, 4: 471–473, Fig. 1–2; Berkeley.

KOKEN, E. (1883): Die Reptilien der Norddeutschen Unteren Kreide. – Z. deutsch. Geol. Ges., 35: 735–827, Taf. 23–25; Berlin.

KOKEN, E. (1885): Über *Ornithocheirus hilsensis* Koken. – Z. deutsch. Geol. Ges., 37: 214–215; Berlin.

MATEER, N. J. (1975): A study of *Pteranodon*. – Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, N. S. 6: 23–33, 13 Abb., Taf. 1–2; Uppsala.

MEYER, O. (1884): Über *Ornithocheirus hilsensis* KOKEN und über Zirkonzwillinge. – Z. deutsch. Geol. Ges., 36: 664–665; Berlin.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

NOPCSA, F. (1926): Die Reptilien der Gosau in neuer Beleuchtung. – Cbl. Min. etc., B, 14: 520–523; Stuttgart.

OWEN, R. (1859): Monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous Formations. Suppl. I. Pterosauria. – Palaeontogr. Soc. London, 1–19, Taf. 1–4; London.

OWEN, R. (1874): Monograph on the fossil Reptilia of the Mesozoic Formations. I. Pterosauria. – Palaeontogr. Soc. London, 1–14, Taf. 1–2; London.

PAUL, K. M. (1871): Der nördliche Teil der Kohlemulde der „Neuen Welt". – Verh. Geol. R. A., 1871 (5): 77–78; Wien.

PLIENINGER, F. (1901): Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. – Palaeontographica, 48: 65–90, Taf. 4–5; Stuttgart.

PLOCHINGER, B. (1961): Die Gosaumulde von Grünbach und der Neuen Welt (Niederösterreich). – Jb. Geol. B. A., 104: 359–441; Wien.

PLOCHINGER, B. (1967): Erläuterungen zur Geologischen Karte des Hohe Wand-Gebietes (Niederösterreich). – 142 S., 20 Abb., 4 Taf.; Wien (Geol. Bundesanstalt).

SAUVAGE, H. E. (1882): Note sur les reptiles fossiles. – Bull. Soc. Geol. France, ser. 3, 1: 365; Paris.

SCHUMACHER, G.-H. (1973): The Head Muscles and Hyolaryngeal Skeleton of Turtles and Crocodilians. – in: GANS, C. (ed.) Biology of the Reptilia, 4: 101–199; London, New York (Acad. Press).

SEELEY, H. G. (1870): The Ornithosauria: An elementary study of the bones of Pterodactyles. – 130 S.; Cambridge.

SEELEY, H. G. (1881): The Reptile Fauna of the Gosau Formation preserved in the Geological Museum of the University of Vienna. – Qu. J. Geol. Soc. London, 37: 620–704, Taf. 27–31; London.

STRESEMANN, E. (1927): Aves. – in Handbuch der Zoologie (Hrsg. T. KRUMBACH), 7 (2), Lfg. 1: 1–112; Berlin u. Leipzig (W. de Gruyter & Co.).

STRESEMANN, E. (1932): Aves. – in Handbuch der Zoologie (Hrsg. T. KRUMBACH), 7 (2), Lfg. 5: 433–544; Berlin u. Leipzig (W. de Gruyter & Co.).

SUESS, E. (1881): Notes on the Gosau Beds of the Neue Welt, West of Wiener Neustadt. – in SEELEY (1881).

THENIUS, E. (1974): Niederösterreich. – Verh. Geol. B. A., Bundesländerserie, Heft Niederösterreich, 2. Aufl.: 280 S., 48 Abb., 16 Tab.; Wien.

TOLLMANN, A. (1976): Analyse des Klassischen Nordalpinen Mesozoikums. – 580 S.; Wien (F. Deuticke).

WELLNHOFER, P. (1975): Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. I: Allgemeine Skelettmorphologie. – Palaeontographica, A, 148: 1–33, 17 Abb., 12 Taf.; Stuttgart.

WELLNHOFER, P. (1978): Pterosauria. – in Handb. Paläoherpetol., 19: X + 82 S., 32 Abb.; Stuttgart, New York (G. Fischer).

WETTSTEIN, O. VON (1937): Crocodilia. – in: KUKENTHAL, W.: Handb. Zool., 7, 1 (3. Lfg.): 236–320; Berlin (de Gruyter).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Wellnhofer Peter

Artikel/Article: Flugsaurierreste aus der Gosau-Kreide von Muthmannsdorf (Niederösterreich) - ein Beitrag zur Kiefermechanik der Pterosaurier 95-112