

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Herausgegeben vom

Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie B (Geologie und Paläontologie), Nr. 17

Stuttgart 1975

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY
LIBRARY

JUL 8 1976

HARVARD
UNIVERSITY

Ein Flugsaurier-Rest aus dem Lias Epsilon (Toarcium) von Erzingen (Schwäbischer Jura)

Von Rupert Wild, Ludwigsburg

Mit 2 Tafeln, 4 Abbildungen und 4 Tabellen

Herrn Prof. Dr. E. Kuhn-Schnyder, meinem hochgeschätzten Lehrer,
zum 70. Geburtstag gewidmet

Zusammenfassung

Es wird ein unvollständiger Skelettrest eines Flugsauriers aus dem Lias Epsilon (Unteres Toarcium) von Erzingen bei Balingen, Württemberg, bekanntgemacht und auf Grund seiner Skelettproportionen als *Campylognathoides* cf. *liasicus* (QUENSTEDT) bestimmt. Es schließt sich ein Vergleich dieses Fundes mit den bislang bekanntgewordenen *Campylognathoides*- und *Dorygnathus*-Exemplaren an. Über den Bau der Handwurzel von *Campylognathoides* ergeben sich neue Erkenntnisse.

Summary

An incompletely preserved skeleton of a pterosaur from the Lias Epsilon (Lower Toarcian) of Erzingen near Balingen, Württemberg, is published and identified as to being *Campylognathoides* cf. *liasicus* (QUENSTEDT). A comparison of that finding is made with the specimens of *Campylognathoides* and *Dorygnathus* known till now. New results are reported on the structure of the carpus of *Campylognathoides*.

VORWORT

Am 17. Mai 1968 erhielt das Paläontologische Institut und Museum der Universität Zürich mehrere Gesteinsbruchstücke aus dem Lias Epsilon von Württemberg, die Knochenreste enthielten. Prof. Dr. H. RIEBER erkannte nach Prüfung derselben, daß es sich hierbei um Skelettreste eines Flugsauriers handelt. Der Finder dieser Gesteinsstücke, Herr H. EITH aus Nussbaumen, Kt. Aargau in der Schweiz, hatte die Knochen aus einer Stinkkalkbank des Posidonienschiefers (Lias Epsilon) in dem aufgelassenen Bruch an der Straße zwischen Erzingen und Geislingen a. R. am NW-Rand der südwestlichen schwäbischen Alb gesammelt (Topographische Karte 1:25 000, Blatt Nr. 7718 Geislingen a. R., Koordinaten R 3485500, H 5348300). Die vollkörperliche Erhaltung der Flugsaurierknochen und die große Seltenheit von Flugsauriern überhaupt rechtfertigen die Untersuchung des Fundes. Diese Arbeit wurde mir von meinem verehrten Lehrer, Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER, Zürich, noch während meiner Zürcher Studienzeit übertragen, konnte aber erst vor kurzem abgeschlossen werden. Dem Finder des Flugsaurier-Restes, Herrn H. EITH, der das wertvolle Stück dem Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich überließ, sei an dieser Stelle gedankt. Ich danke auch Herrn Prof. Dr. J. P. LEHMAN, Musée National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie, Paris, für die Zusendung von Fotos des Pariser *Campylognathoides*-Exemplares. Herrn H. LUMPE am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart verdanke ich die fotografischen Aufnahmen.

1. Erhaltungszustand und Präparation

Herr H. EITH entdeckte die Knochen beim Aufspalten einer Stinkkalkbank in insgesamt 5 Gesteinsbruchstücken. Die pneumatischen, mit gelbem Kalzit erfüllten Extremitätenknochen waren größtenteils ihrer Länge nach aufgespalten. Der damalige Präparator am Paläontologischen Institut in Zürich, Herr J. AICHINGER, fügte die Bruchstücke wieder zusammen. Es stellte sich heraus, daß kleinere Stücke fehlten. Sie wurden in Silikonkautschuk abgegossen und die fehlenden Partien mit eingefärbtem Kunstharz ausgefüllt. Danach erfolgte die Präparation des in zwei Teilen vorliegenden Gesteinsstückes von der Unterseite her. Weil die Knochen des Skelettes nicht in einer Ebene liegen, wurden von den einzelnen Bruchstücken, die Knochen enthalten, zusätzlich Gips- und Silikonkautschukabgüsse hergestellt. Mit Hilfe dieser Abgüsse können diejenigen Knochen bestimmt und gemessen werden, die nach dem Zusammensetzen der Einzelstücke wieder von Sediment oder unter anderen Knochen verdeckt sind.

2. Beschreibung und Bestimmung des Skelettrestes

Der fragmentär erhaltene Skelettrest eines ziemlich kleinen, langschwänzigen Flugsauriers befindet sich noch in annähernd natürlichem Verband. Dieser Zustand ermöglicht es, von einzelnen, unvollständigen Knochen, die für die Bestimmung des Skelettes wichtig sind, Näherungswerte ihrer Größenmaße zu ermitteln (Tab. 1). Der Flugsaurier-Rest ist von der Unterseite freigelegt (Taf. 1, 2). Die Knochen sind vollkörperlich erhalten, was bislang nur von dem verschollenen, von C. STIELER (1922) beschriebenen *Dorygnathus*-Exemplar und dem Skelettrest von *Dorygnathus mistelgauensis* WILD (1971) bekannt ist.

Skelettelement	Länge	Breite			Höhe
		proximal bzw. dorsal	Mitte	distal bzw. ventral	
Humerus	—	2,0	0,7	—	
Radius	ca. 5,5	—	0,25	0,55	
Ulna	ca. 5,5	—	0,25	0,6	
? Metacarpale I—III	2,08	0,2	0,1	0,15	
Metacarpale IV	ca. 2,2	0,45	—	—	
Flugfingerphalange 1	ca. 7,5	—	—	0,7	
2	8,6	0,9	0,35	0,6	
3	ca. 9,0	0,6	0,25	—	
4	7,3	0,4	0,15	0,05	
1. Halswirbel	ca. 1,4	—	—	—	ca. 0,9
2. Halswirbel	ca. 1,3	—	—	—	ca. 0,8
3. Halswirbel	ca. 1,3	—	—	—	ca. 0,8
1. Caudalwirbel	0,3	—	ca. 0,9 *	—	—
2. Caudalwirbel	0,35	—	ca. 0,8 *	—	—
3. Caudalwirbel	0,4	—	0,75 *	—	—
4. Caudalwirbel	0,5	—	0,75 *	—	—
5. Caudalwirbel	0,6	—	0,7 *	—	—
6. Caudalwirbel	0,75	—	ca. 0,5 *	—	—
7. Caudalwirbel	0,95	—	—	—	—
Femur	4,5	0,8	0,25	0,68	
Tibia	ca. 6,5	0,35	ca. 0,1	0,1	
Fibula	ca. 3,2	—	0,05	0,02	
Metatarsale	2,6	ca. 0,2	ca. 0,1	—	

* = mit Pleurapophysen

Tab. 1. Maßangaben der Skelettelemente von *Campylognathoides cf. liasicus* (QUENSTEDT) in cm (Zürcher Exemplar).

Wirbelsäule (Cw, dw, cw, s; Taf. 2): Von der Halswirbelsäule sind nur drei Wirbel und das Vorderende eines vierten Wirbels erhalten. Sie beschreiben einen leicht nach rückwärts gekrümmten Bogen. Sie liegen seitlich eingebettet und sind, mit Ausnahme des Dornfortsatzes, bei der Präparation stark beschädigt worden. Im Vergleich zu den Rückenwirbeln (s. u.) sind die Halswirbel verlängert. Ihr Dornfortsatz hat quadratischen Umriß, wie dies F. PLIENINGER (1895, 207) bei den Rückenwirbeln von *Campylognathoides zitteli* (PLIENINGER) beschreibt. Der mittlere der drei erhaltenen Halswirbel trägt eine kurze, fadenförmig ausgezogene Rippe, die auch sehr stark beschädigt ist. Am hinteren Ende dieses Wirbels beobachtet man eine kurze Hypapophyse.

Die Rückenwirbel sind bis auf zwei Wirbelaufsatz-Fragmente und einen sehr stark beschädigten Wirbelkörper nicht überliefert oder noch tief im Gestein verborgen.

Von der Schwanzwirbelsäule liegt nur das distale Ende vor. Man zählt von der Schwanzspitze ausgehend 7 Schwanzwirbel. Sie sind von der Unterseite zu sehen. Seitlich und ventral sind sie leicht eingeschnürt. Der letzte Schwanzwirbel ist gegenüber dem vordersten erhalten um mehr als das 3-fache verlängert (Tab. 1). Von der hinteren Hälfte je eines Schwanzwirbels zweigen seitlich kurze Pleurapophysen ab. Sie divergieren caudolaterad. Ihr hinteres Ende liegt etwa in Höhe des Hinterrandes des dazugehörigen Wirbelkörpers. Die Länge der Pleurapophysen nimmt zum Schwanzende hin ab; am letzten erhaltenen Schwanzwirbel ist es nur noch ein stum-

melförmiger Fortsatz. Die restlichen Schwanzwirbel fehlen oder aber sie sind zu langen, spindelförmigen Knochenspangen modifiziert. Diese bilden die knöchernen „Sehnenscheide“ des Schwanzes, wie sie für alle rhamphorhynchiden Flugsaurier charakterisiert ist. Die ersten feststellbaren knöchernen „Sehnen“ zweigen vom drittletzten Schwanzwirbel in Höhe seiner Pleurapophysen ab. Diese Knochenspangen spalten craniad auf, wie dies auch P. WELLNHOFER (1974, 14) beim Pittsburger Exemplar von *Campylognathoides liasicus* (QUENSTEDT) festgestellt hat. Hinter dem letzten feststellbaren Schwanzwirbel umschließen sie eine Achse, die sich aus etwa 1 mm dicken, ineinanderverzahnten, knöchernen Einzelstücken unterschiedlicher Länge zusammensetzt. Es müßte noch untersucht werden, ob diese splintförmigen Einzelstücke der Achse der „Sehnenscheide“ nicht umgewandelte distale Schwanzwirbel sind! Die knöchernen „Sehnenscheide“ des Schwanzes war hochelastisch. Sie diente der Stabilisierung des Schwanzes, der beim Fliegen mit seinem Endsegel eine wichtige Steuerfunktion ausübte (L. DÖDERLEIN 1929, 19 ff.; E. v. HOLST 1957, 19).

Humerus (h; Taf. 2): Neben dem Abdruck der zweiten linken Flugfingerphalange liegt das abgebrochene proximale, an der Gelenkfläche etwas beschädigte Ende des einen Humerus. Es ist von der ventromedialen Seite her freigelegt. Sein trapezförmiger Processus lateralis (= Processus pectoralis R. OWEN 1870, 51; = Processus deltoideus F. PLIENINGER 1895, 211) setzt sich deutlich vom Schaft des Humerus ab. Die größte Breite dieses Fortsatzes beträgt 1 cm. Er ist konkav eingetieft, sein dorsaler Rand für den Ansatz der Hauptflugmuskulatur wulstförmig aufgebogen. Ein ausgeprägter Processus medialis läßt sich am Humerusende nicht feststellen. Er ist offenbar in das Caput humeri einbezogen.

Das proximale Humerusende mit seinem trapezförmigen Lateralfortsatz unterscheidet sich von demjenigen bei *Dorygnathus* und *Dimorphodon*, weist hingegen recht große Ähnlichkeit mit dem Caput humeri von *Campylognathoides* auf (vgl. F. PLIENINGER 1895, 212 ff., Abb. 4; P. WELLNHOFER 1974, 15 f., Fig. 7).

Ulna und Radius (u, r; Taf. 2): Von Ulna und Radius ist nur das distale, von der Unterseite freiliegende und mit dem Carpus in natürlichem Verband stehende Ende erhalten. Sie stammen sehr wahrscheinlich von der rechten Vorderextremität. Die Ulna trägt distal ein verbreitertes Capitulum. An dieses schließt sich der ebenfalls verbreiterte distale Condylus des Radius eng an. Zwischen Ulna und Radius wird proximad ein schmales Spatium interosseum eingeschlossen. Radius und Ulna enden etwa 3,5 cm über ihrem distalen Ende an einer Bruchfläche. An dieser Stelle verbreitert sich der Radius bereits wieder geringfügig, nachdem er kurz unterhalb des Bruches seine geringste Dicke aufweist. Auf Grund dieser Beobachtung kann die Länge des Unterarmes recht gut abgeschätzt werden.

Carpus (c 1—c 4; Abb. 1; Taf. 2): Von der Handwurzel sind nur 3 Knöchelchen erhalten: ein querverlängertes, mehr ulnar gelegenes proximales Carpale, ein etwas fragmentäres Carpale radiale und ein großes Carpale distale, an welchem der Metacarpus IV gelenkt. Das kleine Carpale distale laterale, wie es z. B. bei *Dorygnathus* (C. STIELER 1922, 276, Fig. 3) oder *Campylognathoides* (S. 9—12) festgestellt wurde, dürfte wohl am untersuchten Exemplar bei der Präparation wegen seiner geringen Größe verloren gegangen sein. Das Carpale proximale ulnare artikuliert mit der Ulna, lateral auch mit dem Radius. Das große Carpale distale ist dorsoventral abgeflacht. Seine proximale walzenförmige Gelenkfläche gestattet Bewegungsmöglichkeiten in antero-posteriorer Richtung. Die stark konkav eingetieft distale Gelenkfläche nimmt den Gelenkkopf des Metacarpus IV auf.

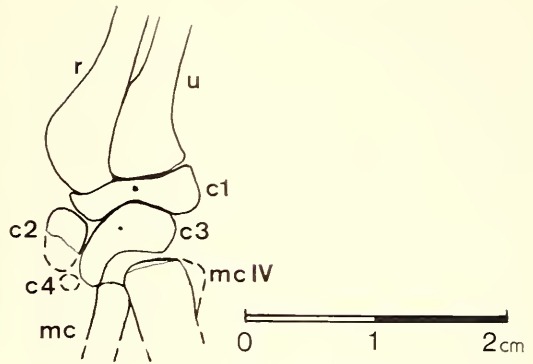


Abb. 1. *Campylognathoides* cf. *liasicus* (QUENSTEDT); ?rechter Carpus von ventral.

c 1 = Carpale proximale; c 2 = Carpale radiale; c 3 = Carpale distale; c 4 = Carpale distale laterale; mc = Metacarpale; mc IV = Metacarpale IV; pt = Pteroid; r = Radius; u = Ulna; gestrichelt = rekonstruiert.

Metacarpus (mc; Taf. 2): Distal an die Handwurzel der rechten Vorderextremität schließen das proximal verdickte, stark beschädigte Metacarpale IV, sowie ein Metacarpale I—III an. Beide Mittelhandknochen enden bereits unterhalb ihres proximalen Gelenkkopfes an der Bruchfläche der Gesteinsplatte. Die Länge des Metacarpale IV kann wegen des ungestörten Verbandes der Vorderextremität und aus der Richtung der fragmentären ersten Flugfingerphalange zur Mittelhand ziemlich genau ermittelt werden.

Zwischen Schwanz und Flugfinger liegt isoliert ein ?Metacarpale I—III. Dieser Knochenstab ist schwach gebogen und an beiden Gelenkenden verbreitert. Möglicherweise handelt es sich bei diesem Skelettelement auch um ein isoliertes Metatarsale. Da Metatarsus und Metacarpus bei Lias-Flugsauriern etwa gleichlang sind (R. WILD 1971, 184), kann so näherungsweise die auf Grund der natürlichen Verbandsverhältnisse ermittelte Länge für den Metacarpus IV überprüft werden.

Flugfinger (fph, Taf. 2): Vom rechten Flugfinger, an der die Flughaut befestigt war, sind das distale Ende der ersten Phalange, das vollständige zweite Fingerglied und die distal abgebrochene dritte Phalange vollkörperlich erhalten. Das vierte, letzte Flugfingerglied ging mit der anschließenden Gesteinsplatte verloren.

Auf Grund der ungestörten Verbandsverhältnisse der ?rechten Vorderextremität läßt sich die Länge des ersten Flugfingergliedes, wie oben erläutert, gut abschätzen (Tab. 1). Das distale Ende der ersten Phalange verbreitert sich am Gelenkende nagelkopfartig. Dieses Gelenkende ist, wie dasjenige des proximalen Gelenkkopfes der zweiten Phalange, oberflächlich für die Insertion der Bänder der Gelenkkapsel aufgeraut.

Das zweite Flugfingerglied weist am oberen Gelenkende ebenfalls die nagelkopfartige Verdickung und Abplattung auf. Es ist auffallend, daß diese Verbreiterung der Gelenkenden der Flugfingerglieder nur nach hinten gerichtet ist, also zur ursprünglich anhaftenden Flughaut hin. Auf diese Weise wird das Einknicken des Flügels zwischen den Fingergliedern verhindert und der Flügelvorderrand begradigt, was auf die Konstruktion des Flügels großen Einfluß hat (Anströmkannte!).

Dem dritten, unvollständigen Flugfinger fehlt das distale Ende. Aus der Verbreiterung dieser Phalange kurz vor ihrem abgebrochenen Ende (im Vergleich mit dem Durchmesser des distalen Endes der entsprechenden Phalange der linken Vorderextremität) kann ihre Gesamtlänge ermittelt werden (Tab. 1). Dieses Flugfingerglied ist im Bereich des Schaftes auf der Unterseite längsgefurcht. Ich glaube, daß an dieser Furche Bänder für die Verstellung der Flughaut ansetzten (Änderung des Anstellwinkels des Flügels!).

Vom linken Flugfinger sieht man nur den Abdruck des zweiten Fingergliedes im Gestein, distad anschließend das hintere Ende des dritten und das vollständige vierte Flugfingerglied. Distad läuft dieser stabförmige Knochen spitz aus. Sein äußeres Ende biegt leicht nach hinten ab. Die Flugfingerknochen der linken Vorderextremität sind etwas aus ihrem natürlichen Verband gelöst und gegeneinander zur Flughautseite zu versetzt.

Die Flügelspannweite des beschriebenen Flugsauriers dürfte etwa 90–100 cm betragen haben.

Becken (isp; Taf. 2): Das rechte Pubis und Ischium stehen noch in Zusammenhang, möglicherweise auch mit dem Ilium, welches tiefer im Gestein liegt und von der zweiten Flugfingerphalange überdeckt wird.

Das Pubis ist der schmalere der beiden Knochen. Sein Vorderflügel biegt fast rechtwinklig zu einem medialen Fortsatz um. Dieser Processus diente der Insertion der vorwärtsziehenden Oberschenkel-Muskulatur. Am rechten Rand des Pubis, nahe der Sutura zum Ischium, erscheint ein Foramen obturatorium für den Durchtritt des gleichnamigen Nerven, der die Oberschenkel-Muskulatur versorgte. Die laterale Seite des Pubis nimmt das Acetabulum für den Oberschenkel auf.

Das mit dem Pubis nahtlos verwachsene Ischium beteiligt sich, trotz seiner Größe, kaum mehr an der Bildung des Acetabulums. Der plattige Knochen ist auf seiner freigelegten lateralen Seite konkav eingetieft. Oberflächlich hat sich die Knochenrinde vom Ischium abgelöst, so daß über Muskelansatzstellen keine Aussagen möglich sind. Jedoch spricht die caudale Verlängerung und Verbreiterung des Ischiums für eine kräftige rückwärtsziehende Oberschenkel-Muskulatur.

Femur (f; Abb. 2; Taf. 2): Das rechte, unvollständige Femur liegt disartikuliert vom Becken, denn zwischen beide Knochen hat sich die zweite Flugfingerphalange geschoben. Das linke Femur ist vollständig (Abb. 2), wurde jedoch beim Zusammenetzen der Gesteinsbruchstücke der Platte teilweise wieder vom Gestein und der einen Tibia überdeckt. Das proximale Gelenkende des Femur trägt einen ausgeprägten und narbig strukturierten Trochanter externus (= Trochanter major). An ihm inserierte die pubo-ischio-femorale Muskulatur, die nach dieser Muskelansatzstelle zu urteilen, sehr kräftig gewesen sein muß. Der vom Femurschaft deutlich abgesetzte Gelenkkopf deutet auf gute Laufeigenschaften des Tieres. Das Femur erinnert an den Oberschenkelknochen vieler Thecodontier, Dinosaurier, der Vögel und Säugetiere. Sein Schaft ist gestreckt. Distal läuft er in zwei wenig ausgeprägte Condylen für die Artikulation mit dem Unterschenkel aus. Der tibiale Condylus ist der größere. Zwischen beiden Condylen erscheint auf der Innenseite des Femur ein kleines Foramen. Ich halte es für das Foramen pneumaticum.

Tibia und Fibula (ti, fi; Abb. 2; Taf. 2): Neben der rechten Beckenhälfte liegt ein fragmentärer, langgestreckter Knochen, dessen Verlängerung als Negativabdruck auf einem der Gesteinsbruchstücke erhalten war und abgegossen wurde (Abb. 2). Unter Berücksichtigung dieses Abdruckes der Tibia, der bis unter das

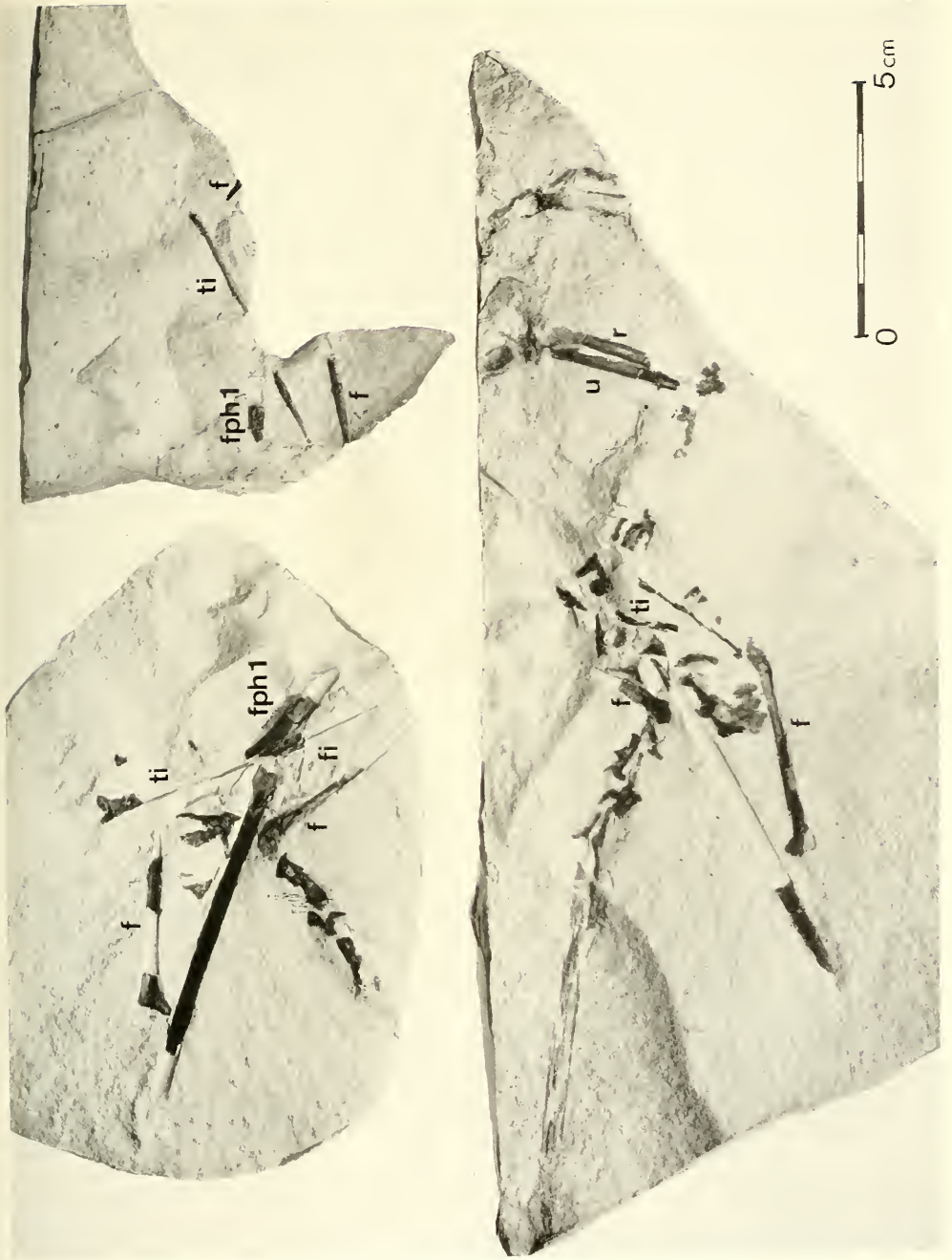


Abb. 2. *Campylognathoides* cf. *liasicus* (QUENSTEDT); Gipsabgüsse der Einzelstücke vor dem Zusammensetzen der Gesteinsplatte. Abkürzungen: siehe Legende Taf. 2.

distale Ende der ?rechten ersten Flugfingerphalange reicht, läßt sich die Gesamtlänge der Tibia mit etwa 6,5 cm angeben (Tab. 1). Es handelt sich bei dieser, vom Femur gelösten Tibia wahrscheinlich um die rechte. Ihr distal verbreitertes Ende hat vier-eckigen Querschnitt. An diesem Gelenkende haftet noch ein Tarsalknöchelchen.

Seitlich des Negativ-Abdruckes der Tibia erkennt man auf dem Abguß (Abb. 2) und auf der Gesteinsplatte einen sehr dünnen Knochenstab. Er verdickt sich proximal geringfügig. Sein oberes Ende fehlt wie bei der Tibia. Dieser Knochenstab ist die Fibula. Sie zweigt 2 cm über dem distalen Tibia-Ende ab. Fibula und Tibia schließen so proximal ein schmales Spatium interosseum ein. Wie sich aus der Lage beider Knochen zum Femur ergibt, müßten Tibia und Fibula mit ihm in Artikulationsverbindung gestanden haben.

Tarsus (t; Taf. 2): An das distale Ende der ?rechten Tibia schließt sich ein querverlängertes, beschädigtes Tarsalknöchelchen an. Ein schmaler, sedimenterfüllter Zwischenraum trennt es deutlich von der Tibia. Dieses Tarsale ist medial verdickt und mediodistal verlängert. Der laterale Flügel dieses proximalen Tarsale ist gegen den medialen Fortsatz abgesetzt. Dieses Tarsale wird als verschmolzener Astragalus und Calcaneus aufgefaßt.

Metatarsale (mt; Abb. 2; Taf. 2): Zwischen der ersten ?rechten Flugfingerphalange und der Tibia befindet sich ein langgestrecktes, leicht gebogenes Metatarsale. Sein proximales Gelenkende ist verbreitert. Sein distales, als Abdruck auf einem der Gesteinsbruchstücke erhaltenes Ende (Abb. 2), liegt unter der ?rechten Tibia im Gestein. Bei der Präparation wurde dieses Metatarsale leider oberflächlich stark angeschliffen.

Auf der Gesteinsplatte entdeckt man weitere, abgeschliffene Knochen, die wahrscheinlich von Thorakalwirbeln und -rippen stammen.

3. Ergebnis und Diskussion

Der untersuchte, vollkörperlich vorliegende Flugsaurier-Rest aus dem Lias Epsilon von Erzingen kann trotz seiner unvollständigen Erhaltung systematisch bestimmt werden. Wie sein langer, von einer knöchernen Sehnenscheide umhüllter Schwanz zeigt, gehört der hier bekanntgemachte Flugsaurier zu den langschwänzigen Formen, den Rhamphorhynchoidea. Diese Flugsaurier-Gruppe ist im Lias bereits mit 4 Gattungen vertreten: *Dimorphodon*, *Parapsicephalus* (non *Scaphognathus*, E. T. NEWTON 1889), *Dorygnathus* und *Campylognathoides* (vgl. O. KUHN 1967; R. WILD 1971, 179 f.). Von *Parapsicephalus* aus dem Oberlias Englands kennt man nur den Schädel, weshalb dieser Flugsaurier für einen Vergleich mit dem beschriebenen Fund nicht in Betracht kommt. *Dimorphodon* aus dem Unterlias ebenfalls von England (R. OWEN 1870) unterscheidet sich nicht nur im Schädelbau und postcranialen Skelett, sondern auch in den Skelettproportionen von allen anderen Lias-Flugsauriern (R. OWEN 1870; P. WELLNHOFER 1974, 30), einschließlich des neuen Exemplares. Für den Vergleich mit dem Neufund aus Erzingen bleiben demnach nur noch die *Dorygnathus*- und *Campylognathoides*-Arten, die ausschließlich aus Deutschland bekannt geworden sind.

Nach F. PLIENINGER (1895, 219; 1906, 292) besteht der entscheidende Unterschied zwischen beiden Gattungen — vom Schädel einmal abgesehen — im Verhältnis von Unterarm zu erster Flugfingerphalange (Tab. 2, 3). Bei *Campylognathoides* ist der Unterarm kürzer als die erste Flugfingerphalange, bei *Dorygnathus* dagegen

länger. Auf Grund dieses wichtigen Bestimmungsmerkmals gehört der beschriebene Flugsaurier-Skelettrest zu *Campylognathoides*, denn die erste Flugfingerphalange ist länger als der Unterarm (S. 3; Tab. 1). Auch die Skelettproportionen von Unterarm zu Metacarpus, Femur und Tibia, sowie das Verhältnis der ersten und zweiten Flugfingerphalange zu Metacarpus, Femur und Tibia sind bei *Campylognathoides* und *Dorygnathus* sehr unterschiedlich (Tab. 2—4). Lediglich das Verhältnis der ersten und zweiten Flugfingerphalange zu Femur und Tibia ist beim Zürcher *Campylognathoides*-Exemplar ähnlich wie bei *Dorygnathus banthensis* (THEODORI). Der Erzinger Flugsaurier gehört deshalb eher zu *Campylognathoides* als zu *Dorygnathus*, besonders auf Grund des Verhältnisses von Tibia und Femur zu Metacarpus (Tab. 3, 4). Zwischen beiden Gattungen bestehen weitere Unterscheidungsmerkmale des Skelettbaues, die P. WELLNHOFER (1974, 26 f.) herausstellt, aber wegen der fragmentären Erhaltung unseres Fundes nicht berücksichtigt werden können. Der Humerus von *Campylognathoides* weist einen eckig vorspringenden, vom Schaft stark abgeschnürten Processus lateralis auf (F. PLIENINGER 1895, 219; 1906, 242 f.; 1907, 221 u. 234; P. WELLNHOFER 1974, 17, Fig. 7). Ein solches Caput humeri hat auch der Erzinger Flugsaurier.

Im Bau des Carpus bestehen zwischen *Dorygnathus* und *Campylognathoides* nur geringe Unterschiede, obwohl die Anzahl der Carpalknöchelchen bei *Dorygnathus* noch immer nicht sicher feststeht. So setzt sich die proximale Carpal-Reihe bei *Dorygnathus banthensis* (THEODORI) nach G. v. ARTHABER (1921, 431 ff.) und C. STIELER (1922, 276, Fig. 3) aus 2 Elementen zusammen, was jedoch von A. SALÉE (1928, 304 ff., Fig. 5) beim Löwener *Dorygnathus*-Exemplar angezweifelt wird. Anordnung und Lage dieser proximalen Carpalia sind jedoch bei *Dorygnathus* und *Campylognathoides* verschieden. *Campylognathoides* besitzt in der proximalen Carpal-Reihe 2 Knöchelchen, ein größeres, breites, ulnares Carpale und ein distad verlängertes Carpale radiale, wie es das Typus-Exemplar von *Campylognathoides zitteli* (PLIENINGER) nach erneuter Präparation unter dem Binokular ganz deutlich zeigt. Denn das von F. PLIENINGER (1895, 212, Abb. 4) beschriebene und abgebildete, von der Ulna bis zum Metacarpus reichende und vom Carpale proximale suturgetrennte Carpale distale mediale ist kein selbständiges Handwurzel-Element. Die von F. PLIENINGER festgestellte Trennungsnahat besteht nicht, sondern wird nur durch Deformation des Knochens vorgetäuscht. Das proximale Carpale ulnare des Carpus von *Campylognathoides zitteli* (PLIENINGER) ist ein einheitlicher, vom Radius bis zur Ulna und dem proximomedialen Rand des Metacarpale IV reichendes Knöchelchen (Abb. 3). Neben dem großen Carpale distale laterale erscheint aber beim C. *zitteli*-Exemplar ein sehr kleines, rundes Carpale distale laterale, welches von den Metacarpalia I—III etwas überdeckt ist. Sehr deutlich beobachtet man dieses Carpal-Knöchelchen beim noch unveröffentlichten Stuttgarter Exemplar von *Campylognathoides liasicus* (QUENSTEDT) (Abb. 4), das einzige dieser Art mit vollständigem Carpus in nahezu natürlichem Verband. Dem Erzinger *Campylognathoides* fehlt dieses kleine Carpale distale. Es ist vermutlich bei der Präparation verlorengegangen (Abb. 1).

Bei *Dorygnathus banthensis* (THEODORI) besteht die distale Carpal-Reihe wie bei *Campylognathoides* ebenfalls aus 2 Elementen (C. STIELER 1922, 276, Fig. 3; A. SALÉE 1928, 305, Fig. 5). Zwischen *Dorygnathus* und *Campylognathoides* scheinen demnach im Bau des Carpus Unterschiede nur in der proximalen Carpal-Reihe zu bestehen.

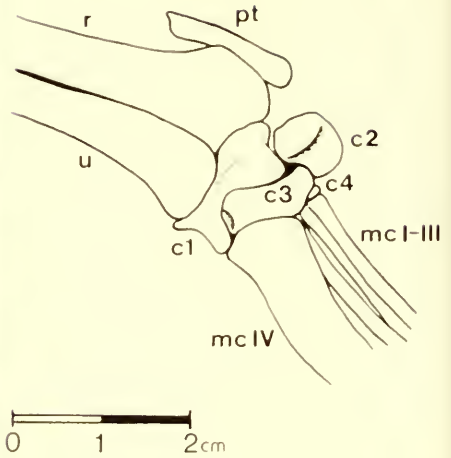
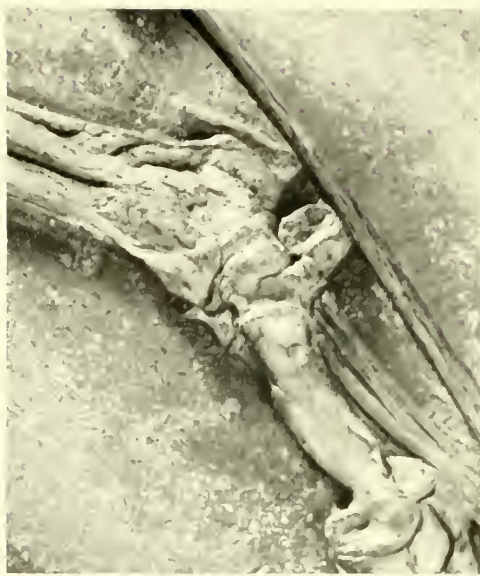


Abb. 3. *Campylognathoides zitteli* (PLIENINGER): rechter Carpus von dorsal. Abkürzungen: siehe Legende Abb. 1.

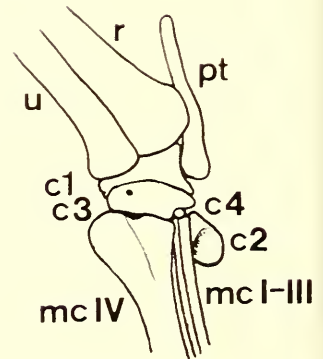


Abb. 4. *Campylognathoides liasicus* (QUENSTEDT); unveröffentlichtes Exemplar im Staatl. Mus. f. Naturk. in Stuttgart (Ludwigsburg); linker Carpus von ventral. Abkürzungen: siehe Legende Abb. 1.

Exemplar	Autor	Aufbewahrungs-ort	Unterarm	Metacarpus IV	1. Phalange IV	2. Phalange IV	Femur	Tibia
C 1	F. A. QUENSTEDT	1858	Tübingen	5,2	8,25	—	—	—
C 2	C. WIMAN	1923	Uppsala	6,5	9,5	10,2	4,0	5,2* / g
C 3	P. WELLHOEFER	1974	Pittsburgh	6,03	9,33	9,6	3,76	4,74 / ?g
C 4	—	—	Paris	6,4**	9,7**	10,2**	3,8**	4,7** / ?v
C 5	—	—	Stuttgart	5,2	8,15	8,2	3,2	3,45 / v
C z	F. PLEININGER	1895	Stuttgart	8,2	18,5	20,9	6,5	8,8 / v
C 6	R. WILD	1975	Zürich	ca. 5,5	ca. 7,5	8,6	4,5	ca. 6,5 / v
1	C. THEODORI	1830	Schloß Banz	10,5	—	—	5,5	? 6,8 / v
2	F. PLEININGER	1906	Tübingen	9,2	6,9	8,8	4,8	6,3 / g
3	F. PLEININGER	1906	Tübingen	8,55	6,65	8,2	—	—
4	G. v. ARTHABER	1921	Wien	9,2	6,9	8,8	4,5	6,1 / g
5	—	—	Berlin	9,7	7,8***	9,0***	5,4***	6,9 / ?v***
6	—	—	Berlin	13,6***	9,8***	12,2***	6,9***	9,3 / v***
7	C. WIMAN	1923	Uppsala	9,8	7,2	8,8	5,0	6,7 / g
8	C. STEILER	1922	?	13,7***	—	—	6,9	9,6 / v
9	A. SALÉE	1928	Löwen	9,5	7,0	9,0	4,8	6,5 / g
10	F. BROILI	1939	München	8,2	5,9	7,1	4,0	? 5,5 / g
11	—	—	Stockholm	10,3	8,1	9,5	? 6,3	7,9 / ?
12	—	—	Holzmaden	9,5	7,35	8,75	4,8	6,8 / v
Dm	R. WILD	1971	Bayreuth	16,0	—	—	—	10,1 / v

g/v = Fibula und Tibia getrennt/verwachsen

* = nach N. J. MATEER 1974

** = nach P. WELLHOEFER 1974

*** = Maße von Abbildungen oder Photos entnommen

Tab. 2. Längenmaße einiger Skelettelemente von Lias-Flugsauriern. Für den Unterarm wurde die Länge der Ulna gewählt (in cm).

C 1-C 6 = *Campylognathoides liasicus* (QUENSTEDT);

C z = *Campylognathoides zitteli* (PLEININGER);

1-12 = *Dorygnathus bantherensis* (THEODORI);

D m = *Dorygnathus mittelganzensis* (WILD).

Exemplar	Verhältnis Unterarm/ Metacarpus IV	Verhältnis Unterarm/ Tibia	Verhältnis Unterarm/ Femur	Verhältnis Tibia/ Metacarpus IV	Verhältnis Tibia/ Femur	Verhältnis Femur/ Metacarpus IV
C 1	2,74	—	—	—	—	—
C 2	2,83	1,25	1,62	2,26	1,30	1,74
C 3	2,62	1,27	1,60	2,06	1,26	1,63
C 4	2,66	1,36	1,68	1,96	1,24	1,58
C 5	2,42	1,51	1,62	1,60	1,08	1,48
C z	2,73	0,93	1,26	2,94	1,35	2,16
C 6	ca. 2,5	ca. 0,92	ca. 1,22	ca. 2,73	ca. 1,33	ca. 2,04
1	3,19	? 1,55	1,91	? 2,06	? 1,24	1,66
2	3,28	1,45	1,92	2,25	1,31	1,72
3	3,17	—	—	—	—	—
4	3,28	1,52	2,02	2,18	1,35	1,61
5	3,23	1,41	1,79	2,30	1,28	1,80
6	3,32	1,46	1,97	2,27	1,35	1,68
7	3,63	1,46	1,96	2,48	1,34	1,85
8	3,19	1,43	1,99	2,23	1,39	1,60
9	3,17	1,46	1,98	2,16	1,35	1,60
10	3,42	? 1,49	2,02	? 2,29	? 1,37	1,67
11	3,03	1,31	? 1,64	2,32	? 1,25	? 1,80
12	3,39	1,40	1,98	2,43	1,44	1,71
Dm	? 4,0	1,82	—	? 2,53	—	—

Tab. 3. Zahlenwerte der Skelettproportionen von Unterarm, Metacarpus IV, Femur und Tibia bei Lias-Flugsauriern. Reihenfolge und Abkürzungen: siehe Legende Tab. 2.

Betrachten wir abschließend für die genauere Bestimmung des Erzinger Flugsaurier-Fundes noch einmal die Skelettproportionen. Wie auch P. WELLNHOFER (1974, 26 ff.) bei der Beschreibung des Pittsburger *Campylognathoides*-Exemplares dargelegt hat, sind die Skelettproportionen ein zuverlässiges Bestimmungsmerkmal (R. WILD 1971, 190 f.). Mit ihrer Hilfe können selbst bruchstückhaft erhaltene Sklettreste von Flugsauriern systematisch eingestuft werden. Aus der Tabelle 3 und 4 ist zu entnehmen, daß vor allem das Verhältnis Unterarm/Metacarpus IV, Unterarm/Tibia und Tibia/Metacarpus nicht nur für *Dorygnathus* und *Campylognathoides*, sondern auch für die einzelnen Arten beider Gattungen einen unterschiedlichen Wert aufweist, worauf Verf. hingewiesen hat (R. WILD 1971, 191). Der Quotient der Länge von Tibia/Metacarpus und Unterarm/Tibia des Zürcher *Campylognathoides*-Exemplares ist etwa gleich groß wie bei *Campylognathoides zitteli* (PLIENINGER). Andererseits unterscheiden sich die Zahlenwerte für das Verhältnis von erster und zweiter Flugfingerphalange zu Unterarm, Tibia, Metacarpus und Femur beim Zürcher Exemplar eindeutig von den entsprechenden Werten bei *Campylognathoides zitteli* (PLIENINGER). So ist das Zürcher *Campylognathoides*-Exemplar auf Grund dieser Verhältniswerte eher mit den fünf Exemplaren von *Campylognathoides liasicus* (QUENSTEDT) vergleichbar, worauf ja auch die ähnlichen Größenverhältnisse hindeuten.

Exemplar	Verhältnis 1. Phalange IV/ Unterarm	Verhältnis 1. Phalange IV/ Metacarpus IV	Verhältnis 1. Phalange IV/ Femur	Verhältnis 1. Phalange IV/ Tibia	Verhältnis 2. Phalange IV/ Unterarm	Verhältnis 2. Phalange IV/ Metacarpus IV	Verhältnis 2. Phalange IV/ Femur	Verhältnis 2. Phalange IV/ Tibia
C 1	1,59	4,35	—	—	—	—	—	—
C 2	1,46	4,12	2,37	1,83	1,57	4,44	2,55	1,96
C 3	1,54	4,05	2,48	1,97	1,59	4,17	2,56	2,02
C 4	1,51	4,04	2,55	2,06	1,59	4,25	2,68	2,17
C 5	1,56	3,79	2,54	2,36	1,58	3,80	2,56	2,38
C z	2,26	6,17	2,85	2,10	2,55	6,99	3,22	2,38
C 6	ca. 1,37	ca. 3,40	ca. 1,67	ca. 1,15	ca. 1,56	ca. 3,90	1,92	ca. 1,32
1	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0,75	2,46	1,44	1,09	0,96	3,14	1,83	1,40
3	0,78	2,46	—	—	0,96	3,04	—	—
4	0,75	2,46	1,53	1,13	0,96	3,14	1,95	1,44
5	0,80	2,60	1,44	1,13	0,93	3,0	1,67	1,31
6	0,72	2,39	1,42	1,05	0,90	2,98	1,77	1,31
7	0,73	2,66	1,44	1,07	0,90	3,26	1,76	1,31
8	—	—	—	—	—	—	—	—
9	0,74	2,33	1,46	1,08	0,95	3,0	1,87	1,38
10	0,72	2,46	1,47	? 1,07	0,87	2,96	1,77	1,29
11	0,78	2,38	? 1,29	1,03	0,92	2,8	? 1,51	1,2
12	0,77	2,62	1,53	1,08	0,92	3,12	1,82	1,29
Dm	—	—	—	—	—	—	—	—

Tab. 4. Zahlenwerte der Skelettproportionen von Unterarm, Metacarpus IV, 1. und 2. Phalange IV, Femur und Tibia bei Lias-Flugsauriern. Reihenfolge und Abkürzungen: siehe Legende Tab. 2.

Zusammenfassung. Auf Grund der Skelettproportionen, vor allem des Verhältnisses von Unterarm zu erster Flugfingerphalange sowie morphologischer Merkmale von Humerus und Carpus, gehört der neue Flugsaurier-Fund zu *Campylognathoides*. Die Verhältniswerte der zweiten Flugfingerphalange zu Unterarm, Tibia, Metacarpus und Femur stimmen eher mit den entsprechenden Werten von *Campylognathoides liasicus* (QUENSTEDT) überein, als mit denjenigen des bedeutend größeren und bislang einzigen Exemplares von *Campylognathoides zitteli* (PLIENINGER). Wegen der fragmentären Erhaltung der für die Ermittlung dieser Proportionswerte wichtigen Skeletteile kann das Zürcher Exemplar jedoch nur annähernd artlich als *Campylognathoides cf. liasicus* (QUENSTEDT) bestimmt werden.

4. Systematik

Ordo Pterosauria KAUP 1834

Subordo Rhamphorhynchoidea F. PLIENINGER 1901

Familia Rhamphorhynchidae SEELEY 1870

Gattung *Campylognathoides* STRAND 1928

Typus-Art: *Campylognathus zitteli* F. PLIENINGER 1895

Campylognathoides cf. liasicus (QUENSTEDT 1858)

(Abb. 1, 2; Taf. 1, 2)

- 1858 *Pterodactylus liasicus* F. A. QUENSTEDT, Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 14, 299, Taf. 2. — [Tübinger Exemplar]
- 1906 *Campylognathus [liasicus]*. — F. PLIENINGER, Cbl. Min. etc., 1906, 290.
- 1907 *Campylognathus liasicus*. — F. PLIENINGER, Palaeontogr., 53, 218, Taf. 14. — [Tübinger Exemplar]
- 1921 *Campylognathus zitteli*. — B. HAUFF, Palaeontogr., 64, 38, Taf. 19. — [Pittsburgher Exemplar]
- 1923 *Campylognathus liasicus*. — C. WIMAN, Bull. geol. Inst. Uppsala, 19, 45, Taf. 2. — [Uppsala-Exemplar]
- 1955 *Campylognathus zitteli*. — P. DE SAINT-SEINE, in J. PIVETEAU: *Traité de Paléontologie*, 5, 968, Fig. 5. — [Pariser Exemplar]
- 1971 *Campylognathoides liasicus*. — R. WILD, Geol. Bl. NO-Bayern, 21, 180, Tab. 3.
- 1974 *Campylognathoides liasicus*. — P. WELLNHOFER, Ann. Carnegie Mus., 45, 5, Fig. 1–14. — [Pittsburgher Exemplar]

Material: unvollständiger, körperlich erhaltener Skelettrest ohne Schädel, aus einer Stinkkalkbank des Lias Mittel-Epsilon (Unteres Toarcium) von Erzingen bei Balingen, Württemberg; aufbewahrt im Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich.

Beschreibung und Maße: siehe Text.

Literatur

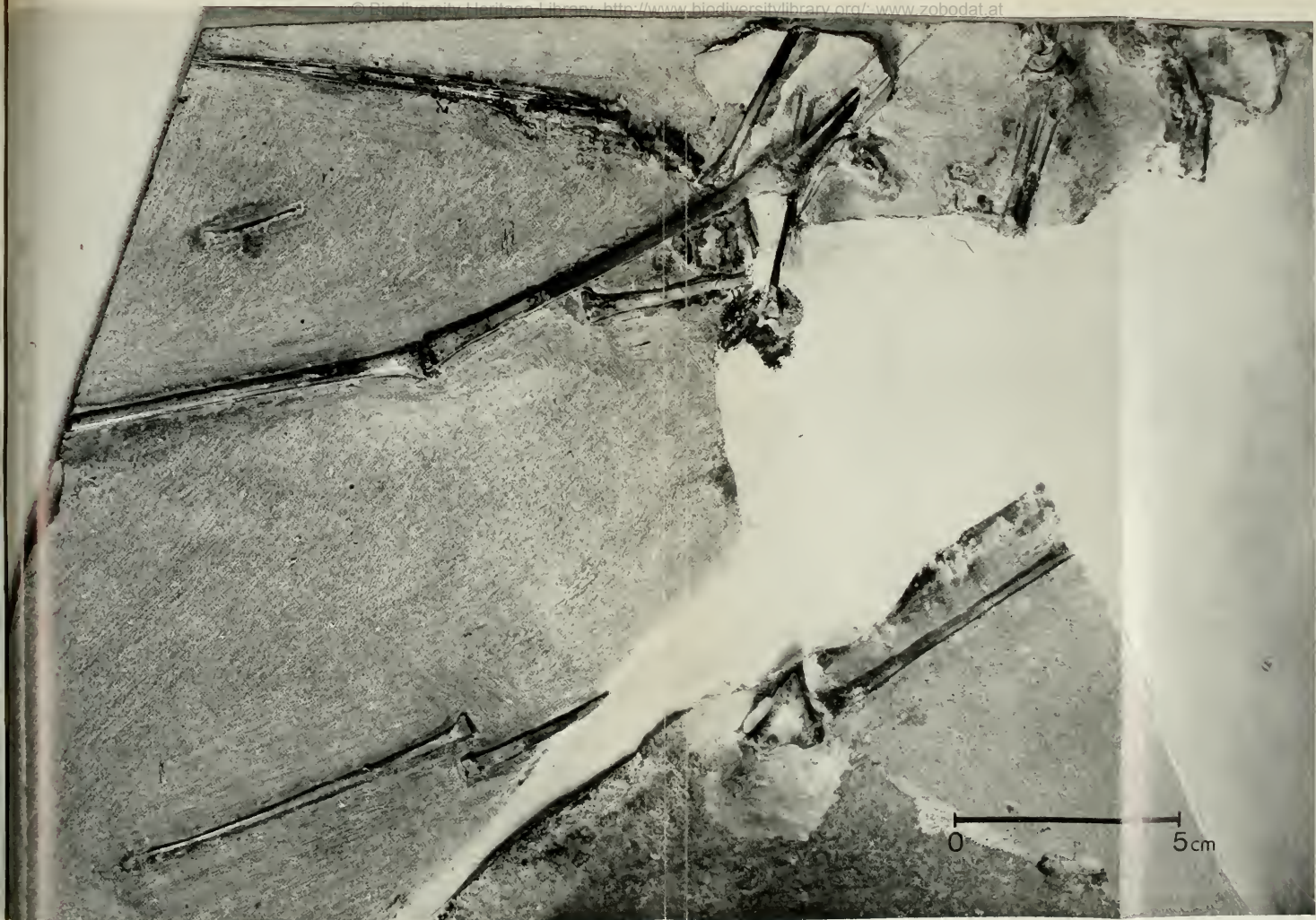
- ARTHABER, G. v. (1921): Studien über Flugsaurier auf Grund der Bearbeitung des Wiener Exemplares von *Dorygnathus*. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.—naturwiss. Kl., 97, 391—464; Wien.
- DÖDERLEIN, L. (1929): Über *Rhamphorhynchus* und sein Schwanzsegel. — Sitz. Ber. bayer. Akad. Wiss., math.—naturwiss. Abt., 1929, 1—46; München.
- HAUFF, B. (1921): Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer des oberen Lias Württembergs. — Palaeontogr., 64, 1—42; Stuttgart.
- HOLST, E. v. (1957): Der Saurierflug. — Paläont. Z., 31, 15—22; Stuttgart.
- KUHN, O. (1967): Die fossile Wirbeltierklasse Pterosauria. 52 S., 26 Abb.; Krailling b. München (Oeben).
- MATEER, N. J. (1974): The Pterosaur collection. — De Rebus, no. 2, 14—16; Uppsala.
- NEWTON, E. T. (1889): On the skull, brain and auditory organ of a new species of Pterosaurian (*Scaphognathus Purdoni*), from the Upper Lias near Whitby, Yorkshire. — Phil. Trans. roy. Soc. London, 179, 503—536; London.
- OWEN, R. (1870): Monograph of the fossil Reptilia of the Liassic formations. Part III. Order Pterosauria. S. 41—81; London (Paleont. Soc.).
- PLIENINGER, F. (1895): *Campylognathus Zitteli*. Ein neuer Flugsaurier aus dem Oberen Lias Schwabens. — Palaeontogr., 41, 193—222; Stuttgart.
- (1906): Notizen über Flugsaurier aus dem Lias Schwabens. — Cbl. Min. etc., 1906, 290—293; Stuttgart.
- (1907): Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens. — Palaeontogr., 53, 209—316; Stuttgart.
- QUENSTEDT, F. A. (1858): Über *Pterodactylus liasicus*. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 14, 299—310; Stuttgart.
- SALÉE, A. (1928): L'exemplaire de Louvain de *Dorygnathus banthensis* THEODORI sp. — Mém. Inst. Géol. Univ. Louvain, 4, 287—344; Louvain.
- SAINT-SEINE, P. DE (1955): Pterosauria. — In J. PIVETEAU: Traité de Paléontologie, 5, 963—990; Paris (Masson).
- STIELER, C. (1922): Neuer Rekonstruktionsversuch eines liassischen Flugsauriers. — Naturwiss. Wochenschr., 37, 273—280; Jena.
- WELNHOFER, P. (1974): *Campylognathoides liasicus* (QUENSTEDT), an Upper Liassic Pterosaur from Holzmaden — the Pittsburgh specimen. — Ann. Carnegie Mus., 45, 5—34; Pittsburgh.
- WILD, R. (1971): *Dorygnathus mistelgauensis* n. sp., ein neuer Flugsaurier aus dem Lias Epsilon von Mistelgau (Fränkischer Jura). — Geol. Bl. NO-Bayern, 21 (4), 178—195; Erlangen.
- WIMAN, C. (1925): Über *Dorygnathus* und andere Flugsaurier. — Bull. geol. Inst. Univ. Uppsala, 19, 23—54; Uppsala.

Tafel 1

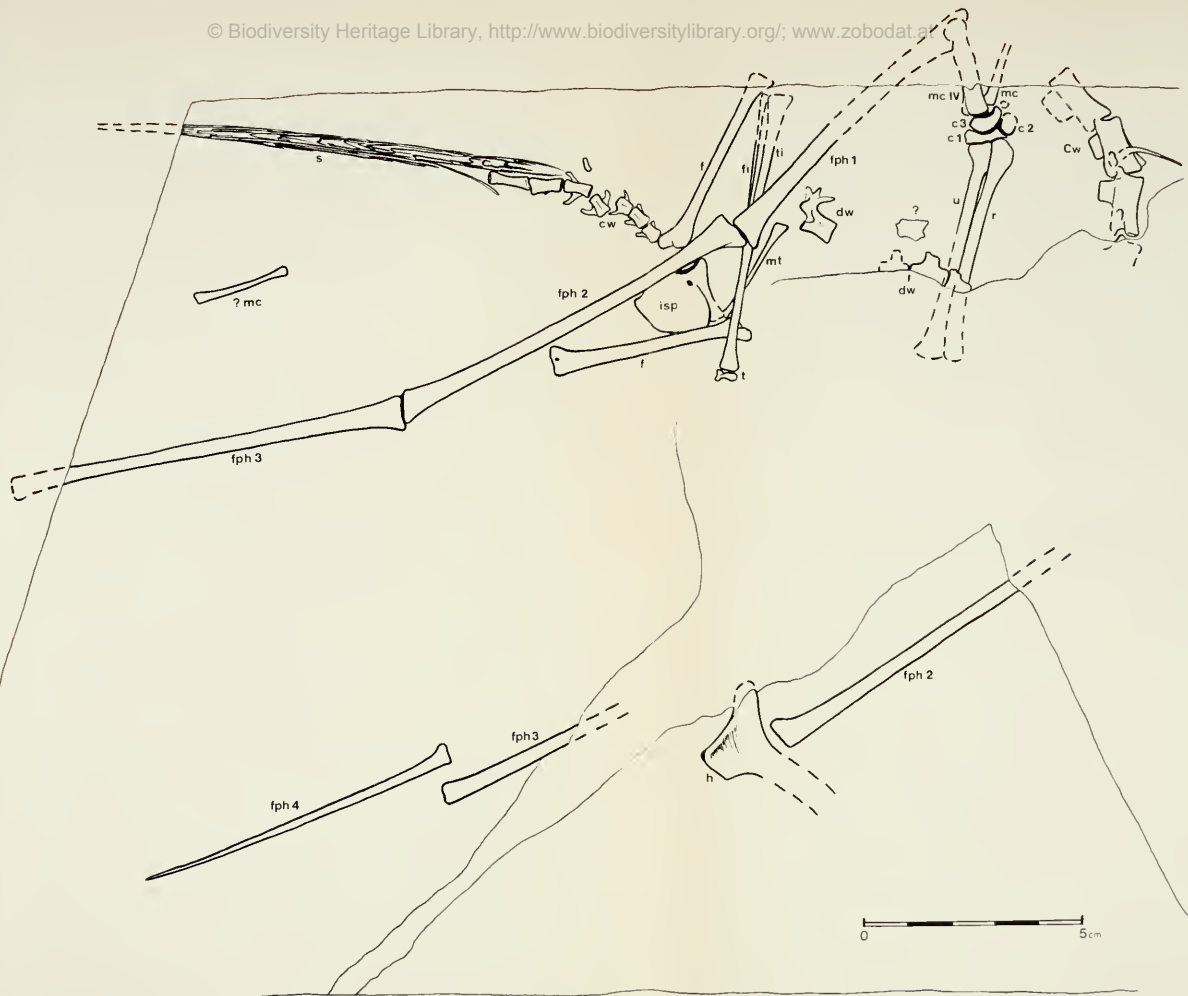
Campylognathoides cf. liasicus (QUENSTEDT). — Lias Epsilon (Unt. Toarcium) von Erzingen bei Balingen, Württemberg; Paläont. Inst. u. Mus. Universität Zürich.

Tafel 2

Campylognathoides cf. liasicus (QUENSTEDT). — Umrißzeichnung des Skelettes, teilweise rekonstruiert.
c = Carpale; Cw = Cervikalwirbel; cw = Caudalwirbel; dw = Dorsalwirbel; f = Femur;
fi = Fibula; fph = Flugfingerphalange; h = Humerus; isp = Ischiopubis; mc = Metacarpale;
mt = Metatarsale; r = Radius; s = „Sehnenscheide“; t = Tarsale; u = Ulna.



Tafel 1



Tafel 2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B \[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: [17_B](#)

Autor(en)/Author(s): Wild Rupert

Artikel/Article: [Ein Flugsaurier-Rest aus dem Lias Epsilon \(Toarcium von Erzingen \(Schwäbischer Jura\) 1-16](#)