

Ann. Naturhist. Mus. Wien	88	A	149-162	Wien, April 1987
---------------------------	----	---	---------	------------------

Die Flughaut von *Pterodactylus* (Reptilia, Pterosauria) am Beispiel des Wiener Exemplares von *Pterodactylus kochi* (WAGNER)

Von PETER WELLNHOFER¹⁾

(Mit 6 Abbildungen und 2 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 9. Juni 1986

Zusammenfassung

Auf der Grundlage des Wiener Exemplares von *Pterodactylus kochi* aus den Solnhofener Schichten wird eine neue Rekonstruktion der Flügel dieses Kurzschwanzflugsauriers gegeben. Die Flughaut erstreckte sich bis an die Unterschenkel, war aber im übrigen recht schmal. Für die in die Pterosaurier-Flughaut eingelagerten Verstärkungsfasern wird der Begriff „Aktinofibrillen“ eingeführt. Für ein Uropatagium gibt es keine Anhaltspunkte.

Summary

Based on the Vienna specimen of *Pterodactylus kochi* from Solnhofen with well preserved impressions of the wing membranes, a new reconstruction of the wings of *Pterodactylus* is presented. Although relatively narrow, the wing membrane was attached to the lower leg rather than to the body or to the ankle. For the internal strengthening fibers embedded in the wing membranes of pterosaurs the term “actinofibrillae” is introduced. There is no evidence for an uropatagium in *Pterodactylus*.

Inhalt

Einleitung	150
Flughaut-Exemplare von <i>Pterodactylus</i>	150
Das Wiener Exemplar von <i>Pterodactylus kochi</i>	151
Osteologie	151
Weichteile	153
Flughäute	153
Rekonstruktion der Flughaut von <i>Pterodactylus</i>	155
Literatur	160

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. Peter WELLNHOFER, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-8000 München 2. – BRD.

Einleitung

Pterosaurier mit erhaltenen Flughautabdrücken sind durchaus nicht so selten, wie oft angenommen wird. Bisher kennt man sogenannte Flughautexemplare aus dem Posidonienschiefer des oberen Lias von Holzmaden in Württemberg (BROILI 1939), aus den oberjurassischen Solnhofener Schichten Bayerns (QUENSTEDT 1852, WINKLER 1874, MARSH 1882, ZITTEL 1882, WANDERER 1908, AMMON 1909, BROILI 1925, 1927, 1938, DÖDERLEIN 1929, GROSS 1937, LEICH 1964 und WELLNHOFER 1970, 1975), aus dem oberen Jura des Karatau in Kasachstan, USSR (SHAROV 1971), sowie jüngst auch aus der Unterkreide (Apt, Santana-Formation) von Araripe in Nordost-Brasilien (CAMPOS, LIGABUE & TAQUET 1984).

Flughauterhaltung wurde bisher bei den Gattungen *Dorygnathus*, *Rhamphorhynchus*, *Sordes*, *Pterodactylus* und einer noch nicht bestimmten Pterodactyloideengattung aus dem Apt von Araripe beobachtet.

Flughaut-Exemplare von *Pterodactylus*

Zwar hatte bereits CUVIER (1801) bei dem von COLLINI (1784) beschriebenen Skelett von Eichstätt (*Pterodactylus antiquus* SOEMMERRING) das Vorhandensein einer Flughaut postuliert, aber erst später wurde diese Annahme durch den direkten Nachweis von Flughautabdrücken bestätigt.

So berichtet QUENSTEDT in seiner „Petrefaktenkunde“ (1852: 139), einen *Pterodactylus* in der Sammlung des Dr. HÄBERLEIN in Pappenheim gesehen zu haben, bei dem Flughautreste vorhanden waren. Es war dies das spätere Original zu *Pt. propinquus* (WAGNER, 1858), das 1857 in die Münchener paläontologische Sammlung kam, wo es leider 1944 vernichtet wurde.

Ein weiteres Flughautexemplar wurde von WINKLER (1874) beschrieben, und zwar ein juveniles Individuum von *Pterodactylus kochi* aus den Solnhofener Schichten von Schernfeld bei Eichstätt, das heute im Teyler-Museum in Haarlem, Niederlande, liegt (TM Nr. 13 105, Exemplar Nr. 7 in WELLNHOFER 1970).

Unter dem Namen *Pterodactylus elegans* WAGNER beschrieb BROILI (1925) ein Skelett mit Flughautabdrücken aus den Solnhofener Schichten der Gegend von Eichstätt. Das Exemplar befindet sich in der Paläontologischen Staatssammlung in München (BSP 1924 V 1) und wurde von WELLNHOFER (1970, Exemplar Nr. 11) als juveniler *Pterodactylus kochi* bestimmt.

Sodann beobachtete WIMAN (1925) an einem Solnhofener Flugsaurier von Mörsheim in der Sammlung des Paläontologischen Instituts der Universität Uppsala (Nr. R 440) Abdrücke der Flughaut. Er beschrieb das Exemplar unter dem Namen *Pterodactylus westmani* (nach WELLNHOFER 1970 = *Pt. kochi*, Exemplar Nr. 24).

Schließlich konnte BROILI (1938) nochmals den Nachweis von Flughäuten an einem *Pterodactylus* der Münchener Sammlung (BSP 1937 I 18) aus den Solnhofener Schichten von Eichstätt führen. Es handelt sich um eines der am besten erhaltenen *Pterodactylus*-Exemplare, das BROILI mit *Pterodactylus scolopaciceps* H. v. MEYER identifizierte (nach WELLNHOFER 1970, Exemplar Nr. 21 = *Pt. kochi*).

Das Wiener Exemplar von *Pterodactylus kochi*

Pterosauria KAUP 1834

Pterodactyloidea PLIENINGER 1901

Pterodactylidae BONAPARTE 1838

Pterodactylus CUVIER 1809*Pterodactylus kochi* (WAGNER, 1837)

Abb. 1, Taf. 1 und 2

Material: Ein Exemplar auf Platte und Gegenplatte. Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung (NHMW), Nr. 1975/1756.

Fundschicht: Oberjura, Solnhofener Schichten, Unteres Untertithon (Malm Zeta 2).

Fundort: Altmühl-Alb zwischen Solnhofen und Eichstätt in Bayern. Der genaue Fundpunkt ist nicht bekannt.

Erhaltungszustand: Ein vollständiges Skelett mit Weichteil- und Flughauterhaltung. Es sind Platte und Gegenplatte vorhanden, wobei die Hauptplatte mit dem überwiegenden Teil der Knochensubstanz und den Flughaut- und Weichteilabdrücken, wie bei der Solnhofener Fossilerhaltung üblich, die Hangendplatte ist. Das Skelett zeigt sich in Dorsalansicht, das heißt, der Flugsaurier ist auf der Sedimentationsebene in Rückenlage eingebettet worden und im natürlichen Gelenkverband geblieben. Lediglich zwischen dem dritten und vierten Halswirbel ist ein stärkerer Knick zu beobachten.

Die Extremitäten liegen annähernd symmetrisch zur Körperlängsachse, eine Lage, die bei dorsoventral eingebetteten Pterosauriern die Regel zu sein scheint. So zeigt eine sehr ähnliche Lage das Münchener Exemplar von *Pt. kochi*, BSP 1937 I 18 (Orig. zu BROILI 1938). Beide Flugfinger sind bis zur Extremlage zurückgeschlagen. Sie überkreuzen distal das Femur bzw. die Tibia.

Osteologie

Die Skelettanatomie des Wiener Exemplares entspricht völlig den bereits bekannten und beschriebenen Exemplaren von *Pt. kochi* (vgl. WELLNHOFER 1968, 1970, 1978). Auch nach seiner Größe und den Skelettproportionen läßt es sich in diese in den Solnhofener Schichten häufigste Pterodactyliden-Art eingliedern.

An Besonderheiten sind lediglich zu erwähnen: Ein Scleralring in der Orbita, der nach dorsal verschoben ist und aus sich überlappenden Knochenplättchen besteht. Durch die Nasopräorbitalöffnung ist die rechte Gaumenseite sichtbar, die ein langgestrecktes postpalatinales Fenster erkennen läßt. Am Hirnschädel paust sich sehr deutlich der Gehirnsteinkern durch. Ventral des Unterkiefers liegen die langen, dünnen Hyoidknochen, die beiden Ceratobranchialia I des Zungenbeinapparates.

Im gut erhaltenen Carpus befinden sich 4 Carpalia, 2 proximale und 2 distale. Ein weiteres, laterales Distalcarpale darf vermutet werden, da es der Gelenkung des Pteroidknochens diene.



Abb. 1. *Pterodactylus kochi* (WAGNER), Oberjura, Solnhofener Schichten (Unteres Untertithon), Altmühl-Alb, Bayern. Skelett in Fundlage mit Darstellung der Weichteil- und Flughautabdrücke. NHMW, Nr. 1975/1756. (Vgl. Taf. 1).

Beide Pterotide befinden sich in ihrer natürlichen Lage und sind als lange, leicht gebogene Knochenspannen jeweils gegen die Mitte des Humerusschaftes gerichtet. Sie erreichen 58% der Ulna-Länge.

Für die Zahl der Fußphalangen läßt sich die Formel 2.3.4.5.1 ermitteln. Das bedeutet, daß es sich nicht um ein juveniles Individuum gehandelt hat, bei dem die kleinen Phalangen der 3. und 4. Zehe noch nicht verknöchert gewesen wären (vgl. WELLNHOFER 1970: 92). Mit seiner absoluten Größe liegt das Exemplar im mittleren Bereich des für die Art *Pt. kochi* bekannten Größenspektrums.

Maßtabelle
Pterodactylus kochi (WAGNER), NHMW 1975/1756
(Maße in mm)

Schädellänge	72,2	3. Flugfingerphalange	26,3
Orbita-Durchmesser	10,5	4. Flugfingerphalange	23
Unterkieferlänge	57,5	Flugfingerlänge	113,3
Halswirbelsäule	57	Iliumlänge	17
Präcaudale Rumpfwirbelsäule (PCRW)	46,5	Femur	24
Schwanzlänge	15	Tibia	32
Humeruslänge rechts	25,0	Metatarsale I	13,3
Humeruslänge links	24,8	Metatarsale II	15
Radius	32,3	Metatarsale III	13,5
Ulna	33,0	Metatarsale IV	11,5
Pteroid, Länge	19	Metatarsale V	3,2
Metacarpale IV	24,0	Fußphalangenformel	2 3 4 5 1
1. Flugfingerphalange	34	Maximale Flügelspannweite	380
2. Flugfingerphalange	30	Abstand Fossa glenoidalis-Acetabulum	50

Weichteile

Abdrücke von Körperweichteilen finden sich im Winkel zwischen zweitem und drittem Halswirbel und dem ventralen hinteren Abschnitt des Unterkiefers. An dieser Stelle wurden auch schon bei anderen Exemplaren (DÖDERLEIN 1929, BROILI 1938) Weichteileindrücke beobachtet und auf einen „Kehlsack“ zurückgeführt (WELLNHOFFER 1970: 112). Weitere, deutlich als Weichteileindrücke erkennbare Flächen finden sich in dem Dreieck zwischen dem Proximalende des rechten Humerus und den Halswirbeln 5 und 6, sowie auf der gegenüberliegenden Seite zwischen Humerus, Coracoid und 6. Halswirbel. Sie dürften auf Teile des Halses und des Halsansatzes bzw. den Übergangsbereich zwischen Hals und Rumpf zurückzuführen sein.

Flughäute

Die Erhaltung der Flughautabdrücke ist von so hervorragender Qualität, daß das Wiener Exemplar zu den besten Pterosaurier-Flughautexemplaren überhaupt gerechnet werden muß. Es ergänzt und erweitert die bisherige Kenntnis der Flughäute der Gattung *Pterodactylus*, die sich bisher vor allem auf die Münchener Exemplare von *Pt. kochi*, BSP 1924 V 1 und BSP 1937 I 18 (BROILI 1925 und 1938), stützten.

Der Bereich der Flughäute ist farblich und in der Oberflächenstruktur von der übrigen Gesteinsoberfläche deutlich abgesetzt. Die Flughautflächen sind heller, wie mit einem weißlichen Belag überzogen. Die Flughautränder sind durch einen feinen, schwarzen Dendritensaum markiert. Das gleiche gilt für die internen Flughautstrukturen, die in Form einer feinen, parallelen Streifung durch Dendritisierung sichtbar werden.

Das Dreieck Humerus – Radius – Pteroid schließt beiderseits die Fläche des Propatagiums ein. Ausgehend von der Handwurzel bildet dabei das Pteroid

einen Teil des Vorderrandes dieser Fläche. Vom distalen Abschnitt des linken Pteroids scheint sich allerdings das Propatagium abgelöst zu haben. Im linken Propatagium wird subparallel zu den Unterarmknochen eine schwache Streifung erkennbar, die das bei Pterosauriern bekannte System von feinen in die Flughaut eingelagerten Verstärkungsfasern oder -strahlen auch für das Propatagium nahelegt.

Ebenso wie beim Münchener Exemplar widerspricht auch hier die Lage und Orientierung des Pteroids am Vorderrand des Propatagiums der Interpretation von FREY & RIESS (1981), wonach das Pteroid in Flugrichtung nach vorne und unten gerichtet gewesen sei und einen beweglichen Vorflügel gestützt hätte (hierzu PADIAN 1984: 520 und WELLNHOFER 1985: 174). In diesem Zusammenhang ist auch zu betonen, daß weder an der Vorderseite des Flugfingers, noch zwischen den freien Krallenfingern Hinweise auf Flughäute zu finden sind, wie dies von FREY & RIESS (1981) im Zusammenhang mit ihrer Neurekonstruktion des Pterosaurierflügels gefordert wurde. Bei der sonst so ausgezeichneten Überlieferung von Flughautabdrücken müßten solche Hautbildungen ebenfalls ihre Abdrücke hinterlassen haben.

An beiden Flügeln ist der Abdruck der Arm-/Handflughaut (= Brachiopatagium sensu SCHALLER 1985) überliefert, und zwar an der rechten Extremität zwischen Humerus, Ulna, Carpus, Metacarpus und Flugfinger einerseits und der Vorderseite des Femurs andererseits. Lediglich das distale Fünftel des Femurs ist von Flughaut frei. Das gleiche gilt für die linke Seite, bei der allerdings die Flughaut übereinandergeschlagen erscheint.

An verschiedenen Stellen des Brachiopatagiums ist eine deutliche parallele Streifung zu beobachten, die durch Dendritisierung noch hervorgehoben wird. Diese findet sich längs des Flugfingers und des Unterarmes. Die zum Femur ziehende körpernahe Flughaut weist ebenfalls eine randparallele Streifung auf, die bis zu den Rippen bzw. den Gastralien reicht.

Diese innere Struktur der Pterosaurier-Flughäute wurde bereits von ZITTEL (1882) beschrieben. Es handelt sich um sehr dünne, parallel verlaufende Verstärkungsfasern oder -strahlen, die in dichter Folge in die Flughaut eingelagert sind, von den Flugfingergliedern schräg nach außen verlaufen und am Hinterrand der Flughaut steil auftreffen. In medialer Richtung sind sie zunehmend steiler nach hinten gerichtet und verlaufen schließlich körperflankenparallel (Abb. 3).

An dem gut erhaltenen Münchener *Rhamphorhynchus*-Flügel (Orig. zu ZITTEL 1882) beträgt die Stärke dieser Fasern etwa 0,05 mm, ihr gegenseitiger Abstand sehr gleichmäßig 0,2 mm. Es kommen also auf einen Millimeter Flughautbreite 4 bis 5 derartige Fasern (WELLNHOFER 1975).

Für diese nur bei Flugsauriern bekannten Verstärkungsfasern in der Flughaut wird hier der Begriff Aktinofibrillen eingeführt. SCHALLER (1985) bezeichnet diese Strahlenflughaut der Pterosaurier als Aktinopatagium (Abb. 2).

Die Flankenflughaut trifft nahezu rechtwinkelig auf das ausgestellte Femur auf, von dem rechts nur 4,5 mm und links 5,5 mm des distalen Endes frei sind. Hinter den Femora setzen sich die typischen Flughautstrukturen sicher nicht fort.

Schwach begrenzte, etwas eingedrückte Areale zwischen vierter Flugphalange, Femur und Tibia links, sowie im Winkel zwischen Femur und Tibia rechts lassen allenfalls vermuten, daß sich hier Körperweichteile abgedrückt haben.

Hinter dem rechten Ellenbogen und dem distalen Femurende bleibt ein ovales Fenster offen, das vom Flughautsaum eingerahmt wird. Auffallend ist hier eine nach hinten vorspringende Spitze in Höhe des Ellenbogengelenkes. Als Erklärung bietet sich an, daß durch das Zusammenfallen der elastischen Flughaut hier eine Konzentration und Verdichtung der eingelagerten Aktinofibrillen eintrat, die nun an dieser Stelle den Hinterrand der Flughaut gleichsam durchstoßen. Der Ursprung dieser Strahlen liegt im Bereich des Carpus, der beim Zurückschlagen und beim Entfalten des Flügels als ihr Angelpunkt zu denken ist. Beim linken Flügel wird diese Stelle infolge der Überlappung der Flughaut verdeckt.

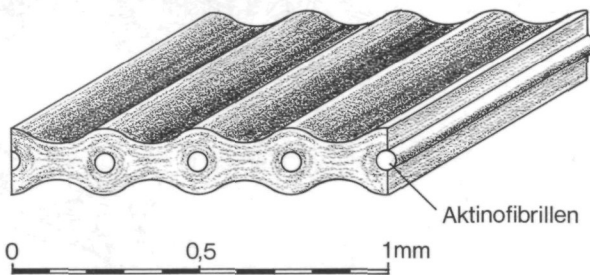


Abb. 2. Stark vergrößerter Ausschnitt aus einer Pterosaurier-Flughaut (Aktinopatagium) mit eingelagerten Aktinofibrillen. Schematische Rekonstruktion.

Es ist bemerkenswert, daß sich auch beim Münchener Exemplar von *Pt. kochi* ein fast identisches Flughautfenster zwischen Ellenbogen und Femur findet.

Abdrücke von Schwimmhäuten zwischen den Zehen, wie sie BROILI (1938) am Münchener Exemplar zu sehen glaubte, sind hier nicht zu beobachten. Falls solche vorhanden waren, sind sie der Präparation zum Opfer gefallen.

Rekonstruktion der Flughaut von *Pterodactylus*

(Abb. 3)

Über Form und Umfang der Flughäute der Pterosaurier hat vor allem der Wiener Paläobiologe Othenio ABEL (1912, 1919, 1925) grundlegende Beiträge geleistet, wobei er sich auch kritisch mit früheren Rekonstruktionsversuchen auseinandergesetzt hat (z. B. von QUENSTEDT 1855, SEELEY 1901). Nach ABEL erstreckte sich die Flughaut von *Pterodactylus* bis zum Knie bzw. reichte noch seitlich an den Unterschenkel heran. Eine recht ähnliche Auffassung hat WIMAN (1925) vertreten.

Andere Autoren wie HEILMANN (1916), SCHEFFEN (1926), SPILLMANN (1925) und BRAMWELL & WHITFIELD (1974) nahmen eine sehr breite Flughaut an, die wie bei Fledermäusen bis zu den Füßen hinabreichte. Nach SHAROV (1971) ist eine derartige Erstreckung der Flughaut bei der Gattung *Sordes* nachgewiesen.

WELLNHOFER (1970, 1975, 1978), PADIAN (1979, 1983, 1985), BROWER (1980) und BROWER & VEINUS (1981) gingen dagegen von einer relativ schmalen Flughaut aus, die im wesentlichen nur an den Körperseiten inserierte und die Hinterbeine vollständig frei ließ. Dies schien bisher zumindest für die Gattung *Rhamphorhynchus* und *Pterodactylus* zuzutreffen.

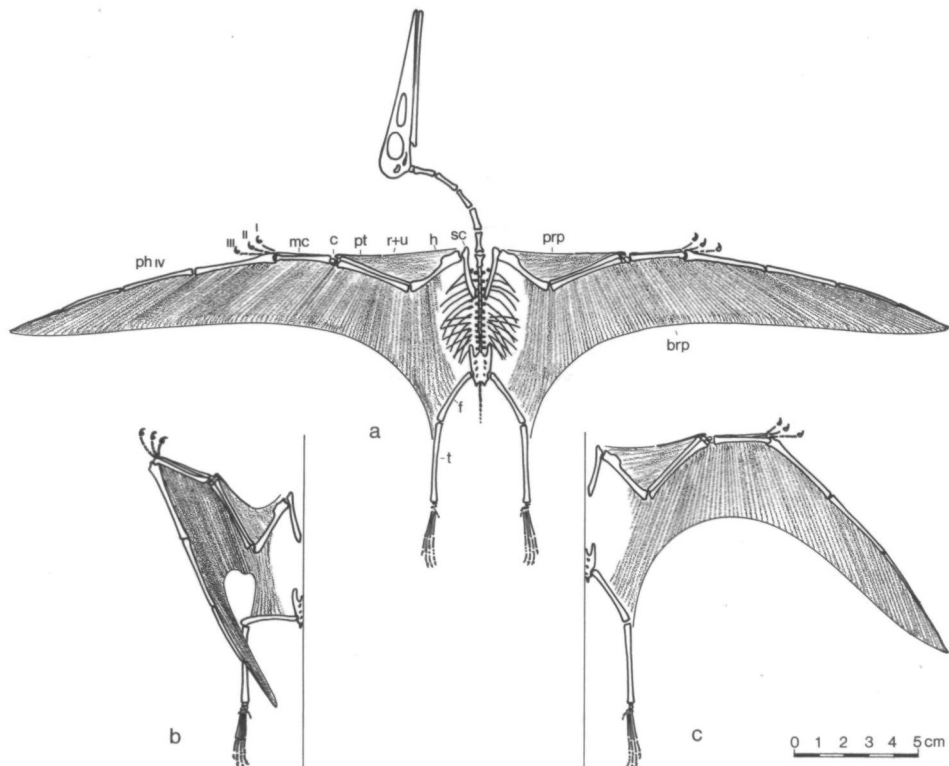


Abb. 3. Rekonstruktion der Flughäute von *Pterodactylus* auf der Grundlage des Wiener Exemplares von *Pterodactylus kochi*. a: Flügelskelett gestreckt auf 38 cm Spannweite, b: zusammengefoldet entsprechend der Lage am Fossil, c: halb angewinkelt. Die größte Beugemöglichkeit liegt im Flugfinger- und Ellenbogengelenk. Im Handgelenk (Carpus) ist in a die maximale Streckung, in b und c die maximale Beugung dargestellt. In die Flughaut ist der jeweilige Verlauf der Aktinofibrillen eingezeichnet.

Abkürzungen: brp Brachioptagium, c Carpus, f Femur, h Humerus, mc Metacarpus, ph I, II, III, IV Phalangen des 1., 2., 3. und 4. Fingers (= Flugfinger), prp Propatagium, pt Pteroid, r+u Radius und Ulna, sc Scapula, t Tibia.

Das neue Wiener Exemplar von *Pterodactylus kochi* läßt jetzt für diese Gattung präzisere Aussagen über Form und Ausdehnung der Flughaut zu. Die Flughäute sind hier entsprechend der Lagebeziehung der Flügelknochen zueinander, besonders zwischen Flugfinger und Ulna/Metacarpus, sehr stark komprimiert und wohl primär in enge Falten gelegt, die parallel zu den eingelagerten Aktinofibrillen verlaufen. Entfaltet man nun den Flügel rein zeichnerisch bis zu seiner maximalen Streckung (Abb. 3 a), so kommt man ohne weiteres auf eine Dehnung der Flughaut um den Faktor 10, was auf eine außerordentliche Elastizität schließen läßt.

Bekanntlich laufen im Aktinopatagium die Aktinofibrillen bei gespanntem Flügel subparallel zum Flugfinger schräg nach außen und hinten (ZITTEL 1882, WELLNHOFER 1975, PADIAN 1985). Das oben erwähnte Aktinofibrillen-Bündel mit seinem Ursprung im Carpalbereich wird beim Strecken des Flugarmes um diesen Drehpunkt geschwenkt und dabei aufgefächert. Zugleich wird der Hinterrand der Flughaut gestrafft und der in der Fossilerhaltung körperparallel verlaufende Hautsaum nach außen gezogen.

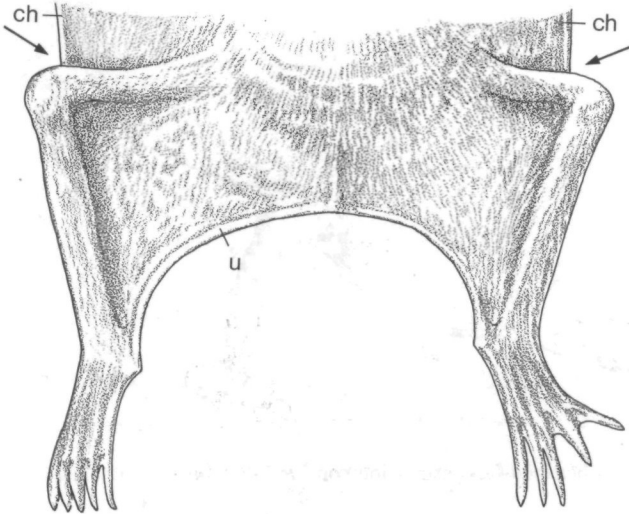


Abb. 4. Flughautverlauf bei Fledermäusen in Ruhestellung am Beispiel der Gemeinen Vampurfledermaus, *Desmodus rotundus* THOMAS, in Dorsalansicht. Man vergleiche das Auftreffen der körpernahen Flughaut am Oberschenkel (Pfeil) mit derselben Stelle am Wiener Exemplar von *Pterodactylus kochi* (Abb. 1, Taf. 1 und 2). Umgezeichnet nach SCHMIDT 1978, Abb. 15. ch: Chiropatagium, u: Uropatagium.

Zunächst hat es den Anschein, als inseriere die Flughaut am Oberschenkel ziemlich außen, fast in der Nähe des Kniegelenkes. Allerdings erscheint es sonderbar, daß der in diesem Bereich scharf begrenzte Flughautabdruck unmittelbar an das Femur heranreicht, und zwar auf der rechten und linken Seite gleichermaßen. Normalerweise wäre zwischen Knochen und Flughaut ein Zwischenraum zu erwarten, der der Stärke der, wenn auch geschrumpften, Oberschenkelmuskulatur entspräche.

Im Zusammenhang mit diesem Widerspruch hat mich freundlicherweise Herr Ing. HANS NOVAK, Wien, darauf aufmerksam gemacht, daß bei rezenten Fledermäusen in Ruhestellung das Chiropatagium auch nur bis zu den Oberschenkeln zu reichen scheint, während es in Wirklichkeit bekanntlich bis zu den Fußgelenken hinabzieht. Es sei dies auf eine lagebedingte optische Täuschung zurückzuführen. Herr NOVAK wies dabei auf verschiedene entsprechende Fotoaufnahmen der Vampurfledermaus *Desmodus* in SCHMIDT (1978) hin, bei denen der Flughautsaum

am äußeren Ende der Femora rechtwinkelig auftritt und hier zu inserieren scheint (Abb. 4). In der Tat ergibt sich so eine verblüffende Ähnlichkeit mit der Flughauterhaltung beim Wiener Exemplar von *Pterodactylus*. Da er durch das breite Uropatagium verdeckt wird, ist der schmale Flughautsaum von *Desmodus*, der sich bis zum Fußgelenk hinabzieht, in Dorsalansicht nicht sichtbar.

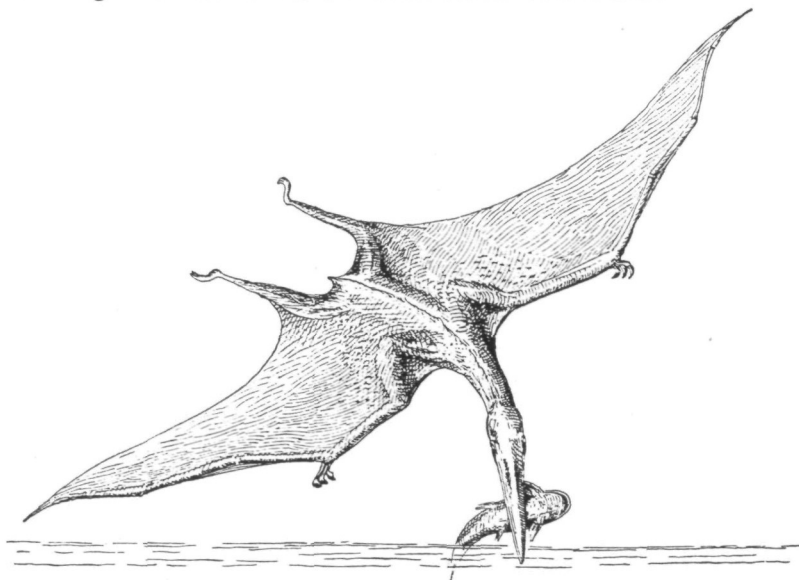


Abb. 5. Lebensbild-Rekonstruktion von *Pterodactylus* von Othenio ABEL 1919.

Bei *Pterodactylus* finden sich caudal der Femora keinerlei Hinweise darauf, daß sich die Flughaut fortsetzt. Auch für ein Uropatagium, das diese hätte verdecken können, gibt es keine sicheren Anhaltspunkte, zumal auch zwei übereinander liegende Hautbildungen am Fossil infolge des Durchpauzeffektes zu erkennen sein würden.

Ich möchte trotzdem davon ausgehen, daß die Flughaut nicht an den Oberschenkeln endete, sondern in einem schmalen Hautsaum noch seitlich an die Unterschenkel heranreichte. In einem so extrem zusammengefalteten Flügel wie im vorliegenden Fall, würde dieser am Fossil nicht mehr flächenmäßig in Erscheinung treten.

Das so gewonnene Flugbild von *Pterodactylus* entspräche damit ziemlich genau den Vorstellungen von Othenio ABEL (1912, 1919), zu denen er aufgrund paläobiologischer Überlegungen gekommen war (Abb. 5), ohne daß damals schon so gut erhaltene Flughautexemplare wie das Wiener Exemplar bekannt gewesen wären.

In diesem Zusammenhang soll nicht unerwähnt bleiben, daß sich auch der Baseler Paläontologe Manfred REICHEL sehr intensiv mit der Rekonstruktion und dem Flugvermögen der Pterosaurier auseinandergesetzt hat. Zwar liegen von ihm selbst keine Publikationen zu diesem Thema vor, jedoch sind neuerdings vom Geologischen Institut der Universität Basel seine *Archaeopteryx*- und Pterosaurier-

zeichnungen posthum veröffentlicht worden (REICHEL 1985). Die hieraus wiedergegebene Abbildung seiner Rekonstruktion von *Pterodactylus* „*scolopaciceps*“ (= *kochi*) (Abb. 6) zeigt den gleichen Flughautverlauf, wie er von ABEL postuliert und nun beim Wiener Exemplar bestätigt werden konnte.

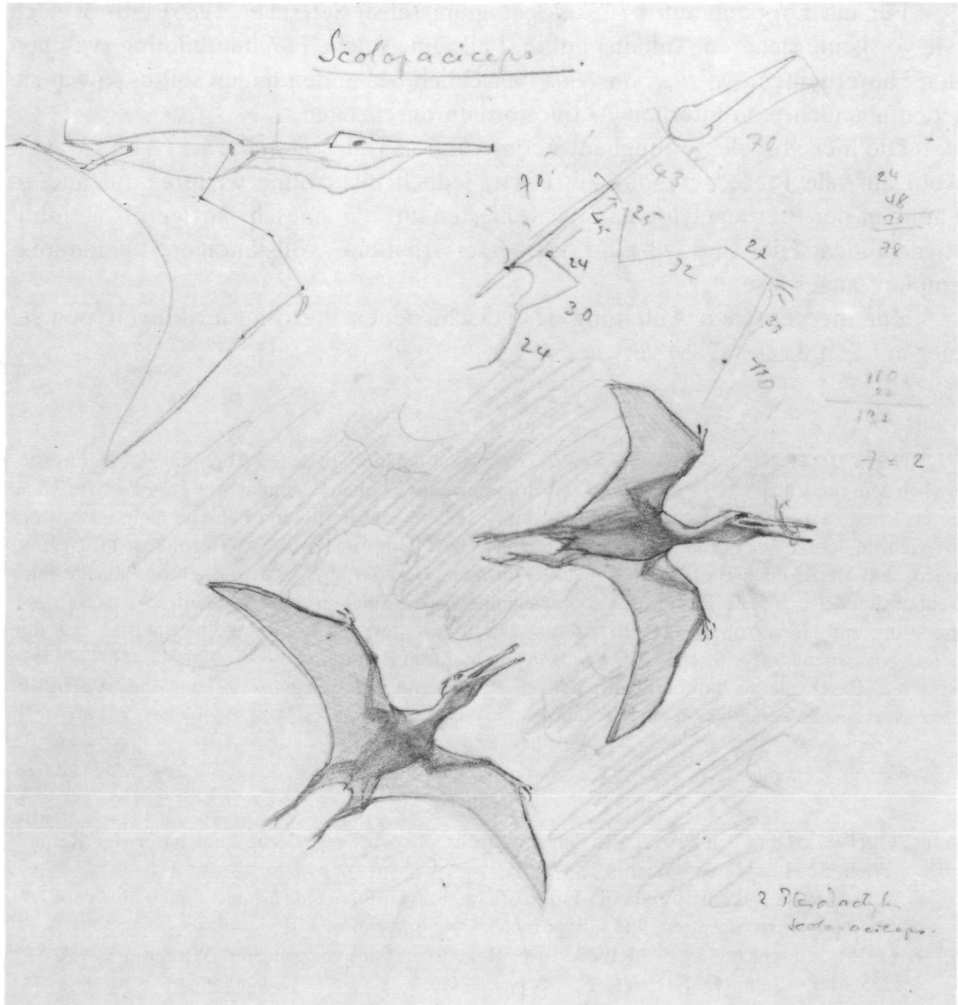


Abb. 6. Lebensbild-Rekonstruktion von *Pterodactylus* von Manfred REICHEL 1985.

Zusammenfassend können die Flughautbildungen von *Pterodactylus* folgendermaßen charakterisiert werden:

Das Propatagium in der Armbeuge zwischen Humerus und Unterarm wird am Vorderrand distal durch das Pteroid gestützt. Auch das Propatagium ist durch interne Aktinofibrillen verstärkt.

Die Hauptflughaut (= Brachiopatagium sensu SCHALLER 1985) inseriert an der Caudalseite der Flügelknochen (Humerus, Ulna, Carpus, Metacarpale IV und Flugphalangen I–IV) und erstreckt sich nach median zum Körper und nach caudal zu den Hinterbeinen, wo sie im proximalen lateralen Abschnitt des Unterschenkels in einem schmalen Saum ausläuft. Sie wird von einem System dicht verlaufender, interner Aktinofibrillen durchzogen (Abb. 4).

Für ein Uropatagium (= Skelopatagium sensu SCHALLER 1985) gibt es nach wie vor keine sicheren Anhaltspunkte. Falls eine solche Flughautbildung zwischen den Hinterbeinen von *Pterodactylus* tatsächlich bestanden haben sollte, so war sie jedenfalls nicht von internen Aktinofibrillen durchzogen.

Die hier vorgelegte Flughautrekonstruktion von *Pterodactylus* (Abb. 3) wird wohl auf alle Pterodactylidae zutreffen, jedoch nicht ohne weiteres auf andere Familien der Pterodactyloidea, am wenigsten auf die langschwänzigen Rhamphorhynchoidea. Hier sind wir auf noch besser erhaltene, vollständigere Flughautexemplare angewiesen.

Zur theoretischen Ableitung der verschiedenen Pterosaurier-Flügeltypen sei hier auf SCHALLER (1985) verwiesen.

Danksagung

Herrn Dr. H. KOLLMANN, Direktor der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien, danke ich für die Erlaubnis, das Wiener Exemplar von *Pterodactylus kochi* untersuchen zu dürfen, sowie für die freundliche Aufnahme und Betreuung während meines Besuches in Wien im Juni 1984. Für anregende Diskussionen und Hinweise danke ich Herrn Ing. H. NOVAK, Wien, und Herrn Dipl.-Biol. D. SCHALLER, München. Herr Dr. B. ENGESSER, Basel, machte mich freundlicherweise auf die Rekonstruktionszeichnungen von Flugsauriern von Manfred REICHEL aufmerksam, und Herr Prof. Dr. L. HOTTINGER, Basel, gestattete die Reproduktion einer der von ihm herausgegebenen nachgelassenen Zeichnungen von Manfred REICHEL (Abb. 6). Frau Dr. H. TRÖSTER-REICHEL, Basel, stellte darüberhinaus dankenswerterweise die Originalzeichnung ihres Vaters als Druckvorlage zur Abbildung 6 zur Verfügung.

Literatur

- ABEL, O. (1912): Über den Erwerb des Flugvermögens. – Vortr. Ver. Verbreitung naturwiss. Kenntn. Wien, **52/H. 8**: 22 S. – Wien.
- (1919): Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen *Pterodactylus* und *Rhamphorhynchus*. – Die Naturwissenschaften, **7/H. 37**: 661–665, 7 Abb. – Berlin.
- (1925): Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere. – 327 S., 255 Abb. – Jena (G. Fischer).
- AMMON, L. v. (1908): Über ein schönes Flughautexemplar von *Rhamphorhynchus*. – Geognost. Jh., **21**: 227–228, 1 Abb. – München.
- BRAMWELL, C. D. & WHITFIELD, G. R. (1974): Biomechanics of *Pteranodon*. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B) **267**: 503–581, 58 Abb., Taf. 24–25. – London.
- BROILI, F. (1925): Ein *Pterodactylus* mit Resten der Flughaut. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1925: 23–34, 3 Taf. – München.
- (1927): Ein *Rhamphorhynchus* mit Spuren von Haarbedeckung. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1927: 49–67, 1 Abb., Taf. 4–6, Taf. 7, Fig. 1. – München.
- (1938): Beobachtungen an *Pterodactylus*. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1938: 139–154, Taf. 1–4. – München.

- (1939): Ein *Dorygnathus* mit Hautresten. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., 1939: 129–132, 2 Taf. – München.
- BROWER, J. C. (1980): Pterosaurs: How they flew. – Episodes, 1980/No. 4: 21–24, 5 Fig.
- & VEINUS, J. (1981): Allometry in Pterosaurs. – Univ. Kansas Paleont. Contr., **105**: 1–32, 10 Figs. – Lawrence.
- CAMPOS, D. A., LIGABUE, G. & TAQUET, P. (1984): Wing membrane and wing supporting fibers of a flying reptile from the Lower Cretaceous of the Chapada do Araripe (Aptian, Ceará State, Brazil). – Third Symp. Mesoz. Terrest. Ecosystems, Short papers: 37–39. – Tübingen.
- COLLINI, C. (1784): Sur quelques Zoolithes du Cabinet d'Histoire naturelle de S.A.S.E. Palatine & de Bavière, à Mannheim. – Acta Acad. Theodoro-Palatinae, **5**/ pars physica: 58–103. – Mannheim.
- CUVIER, G. (1801): Extrait d'un Ouvrage sur les Espèces de Quadrupèdes dont on a trouvé les ossements dans l'intérieur de la terre. – an. **9**: 6. – Paris.
- DÖDERLEIN, L. (1929): Über *Rhamphorhynchus* und sein Schwanzsegel. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. 1929: 1–46, 10 Abb., Taf. 3. – München.
- FREY, E. & RIESS, J. (1981): A new Reconstruction of the Pterosaur Wing. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **161**/1: 1–27, 16 figs. – Stuttgart.
- GROSS, W. (1937): Über einen neuen *Rhamphorhynchus gemmingi* H. v. M. des Natur-Museums Senckenberg. – Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges., **437**: 1–16, 4 Abb., 3 Taf. – Frankfurt.
- HEILMANN, G. (1916): Fuglenes Afstamning. – Kopenhagen.
- LEICH, H. (1964): Ein *Rhamphorhynchus*-Rest mit wohlerhaltener Flughaut. – Der Aufschluß, **15** / 2: 41–43, Abb. 1–4. – Göttingen.
- MARSH, O. C. (1882): The wings of Pterodactyles. – Amer. J. Sci., **23**: 251–256, 2 Abb., Taf. 3. – Washington.
- PADIAN, K. (1979): The Wings of Pterosaurs: A New Look. – Discovery, **14**/1: 20–29. – New Haven (Yale Peabody Museum).
- (1983): A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. – Paleobiology, **9**/3: 218–239, 20 figs. – Chicago.
- (1984): A Large Pterodactyloid Pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana. – J. Vert. Paleont., **4**/4: 516–524, 2 Figs. – Norman, Oklahoma.
- (1985): The Origins and Aerodynamics of Flight in Extinct Vertebrates. – Palaeontology, **28**/3: 413–433, 3 figs. – London.
- QUENSTEDT, F. A. (1852): Handbuch der Petrefaktenkunde. – 1. Aufl.: 792 S., 62 Taf. – Tübingen.
- REICHEL, M. (1985): 1896–1984, dessins. – 60 S., zahlr. Abb. – Basel (ed. L. Hottinger, Geol. Inst. Univ. Basel).
- SCHALLER, D. (1985): Wing Evolution. – The Beginnings of Birds. Proc. Int. *Archaeopteryx* Conf. Eichstätt 1984: 333–348, 4 figs. – Eichstätt.
- SCHIEFFEN, W. (1926): Flugsaurier und Segelflug. – Natur und Museum, **56**: 198–207. – Frankfurt.
- SCHMIDT, U. (1978): Vampirfledermäuse, Familie Desmodontidae (Chiroptera). – Neue Brehm-Bücherei, **515**: 99 S., 60 Abb. – Wittenberg-Lutherstadt (A. Ziemsen).
- SEELEY, H. G. (1901): Dragons of the Air. An account of Extinct flying Reptiles. – 239 S., 80 Abb. – London (Methuen & Co.).
- SHAROV, A. G. (1971): Neue fliegende Reptilien aus dem Mesozoikum Kasachstans und Kirgisiens. – Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, **130**: 104–113, 5 Abb. – Moskau (in russisch).
- SPILLMANN, F. (1925): Beiträge zur Biologie des Flügels und der Lebensweise der Pterosaurier. – Paläont. Z., **7**/H. 3: 185–192, 6 Abb. – Stuttgart.
- WAGNER, A. (1858): Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers. 1. Abt. Saurier. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., **8**: 417–528, Taf. 12–17. – München.
- WANDERER, K. (1908): *Rhamphorhynchus Gemmingi* H. v. Meyer. Ein Exemplar mit teilweise erhaltener Flughaut aus dem kgl. Mineralog.-Geol. Museum zu Dresden. – Palaeontographica, **55**: 195–216, Taf. 21. – Stuttgart.

- WELLNHOFER, P. (1968): Über *Pterodactylus kochi* (Wagner 1837). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **132** / 1: 97–126, 7 Abb., Taf. 8–9. – Stuttgart.
- (1970): Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F. **141**: 1–133, 28 Abb., 14 Taf. – München.
- (1975): Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. – Palaeontographica, (A) **148**: 1–33, 132–186, **149**: 1–30. – Stuttgart.
- (1978): Pterosauria. – Handbuch der Paläoherpetologie, Teil **19**: 82 S., 32 Abb. – Stuttgart (G. Fischer).
- (1985): Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. – Palaeontographica, (A) **187**: 105–182, 49 Abb., 2 Taf. – Stuttgart.
- WIMAN, C. (1925): Über *Pterodactylus Westmani* und andere Flugsaurier. – Bull. Geol. Inst. Upsala, **20**: 1–38, 23 Abb., Taf. 1–2. – Upsala.
- WINKLER, T. C. (1874): Le *Pterodactylus kochi* du Musée Teyler. – Arch. Mus. Teyler, **3** / fasc. 4: 1–11, Taf. 1. – Haarlem.
- ZITTEL, K. A. v. (1882): Über Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. – Palaeontographica, **29**: 47–80, Taf. 10–12. – Stuttgart.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Pterodactylus kochi (WAGNER), Oberjura, Solnhofener Schichten (Unteres Untertithon), Altmühl-Alb, Bayern. Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung, Nr. 1975/1756 ($\times 0,77$).

Tafel 2

Pterodactylus kochi (WAGNER), Exemplar wie Tafel 1.

Fig. 1. Linker Flugarm mit Abdrücken der Flughaut und des Propatagiums ($\times 1$).

Fig. 2. Ausschnitt aus Figur 1 mit Abdruck des Propatagiums zwischen Humerus, Radius und Pteroid. Im unteren Bildteil die zweite Flugfingerphalange mit anheftender Flughaut. Die streifige Struktur ist auf die eingelagerten Aktinofibrillen zurückzuführen ($\times 2$).

Fig. 3. Rumpf und rechter Flugarm mit Abdrücken der Flughaut und des Propatagiums ($\times 1$).

Fig. 4. Ausschnitt aus Figur 3 mit dem Flughautbezirk zwischen Femur, Ellenbogen und Flugfinger. Zu beachten ist das rechtwinkelige Auftreffen der Körperflughaut am äußeren Femurende sowie die streifige Aktinofibrillen-Struktur ($\times 2$).



