

# Über Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier

von G. von Arthaber

(Mit 18 Textfiguren)

Vor einigen Jahren ist das Wiener naturhistorische Hofmuseum durch Kauf in den Besitz eines trefflich erhaltenen Exemplars von

*Dorygnathus banthensis* Theod.

aus den Brüchen von Holzmaden im schwäbischen Oberlias gekommen.

Gattung und Art haben in der Literatur ihren Platz seit 60, bzw. sogar seit 90 Jahren, doch ist das Material, auf das hin beide aufgestellt worden sind, durchaus mangelhaft gewesen und hat nur aus Unterkiefer und einzelnen Skeletteilen bestanden, welche im Lias von Banz gefunden worden waren, während erst in neuerer Zeit ganze Skelette bekannt geworden sind. Auf Wunsch der Musealdirektion habe ich die Beschreibung des wertvollen Neuerwerbes ausgeführt. Wie stets ergaben sich auch bei dieser Arbeit, in welche das Studium aller Flugsaurier einbegriffen wurde, eine Fülle von weiteren Ausblicken, welche ihres allgemeineren Inhaltes wegen hier gebracht werden. Die Hauptarbeit erschien in den „Denkschriften der Akademie der Wissenschaften“ Wien, Bd. 97 (1919)<sup>1)</sup>.

Ich kehre zur Gattung *Dorygnathus* zurück, welche Bezeichnung A. Wagner (1860) aufgestellt hatte, während der Artnamen, trotz der 1830 schon mitgeteilten Funde, von Theodori erst 1852 gelegentlich der Abbildung und Beschreibung derselben gewählt worden ist. Es waren überhaupt die ersten Flugsaurier-Reste des süddeutschen Lias, die gefunden worden waren, denn Flugsaurier kannte man unter dem Sammelnamen *Pterodactylus* bisher nur aus dem englischen Unterlias: *Pt. macronyx* Buckld. (1835), welchem Owen 1870 die generische Bezeichnung *Dimorphodon* gegeben hatte, sowie hauptsächlich aus dem süddeutschen Tithon. Es lag daher formell nahe, den neuen Banzer Fund an die englische Form anzuschließen, was Quenstedt und

<sup>1)</sup> Math.-nat. Kl.

H. v. Meyer taten, während Theodori die Neuartigkeit des Typus erkannte und hierbei von Opper unterstützt wurde. Soweit dies heute

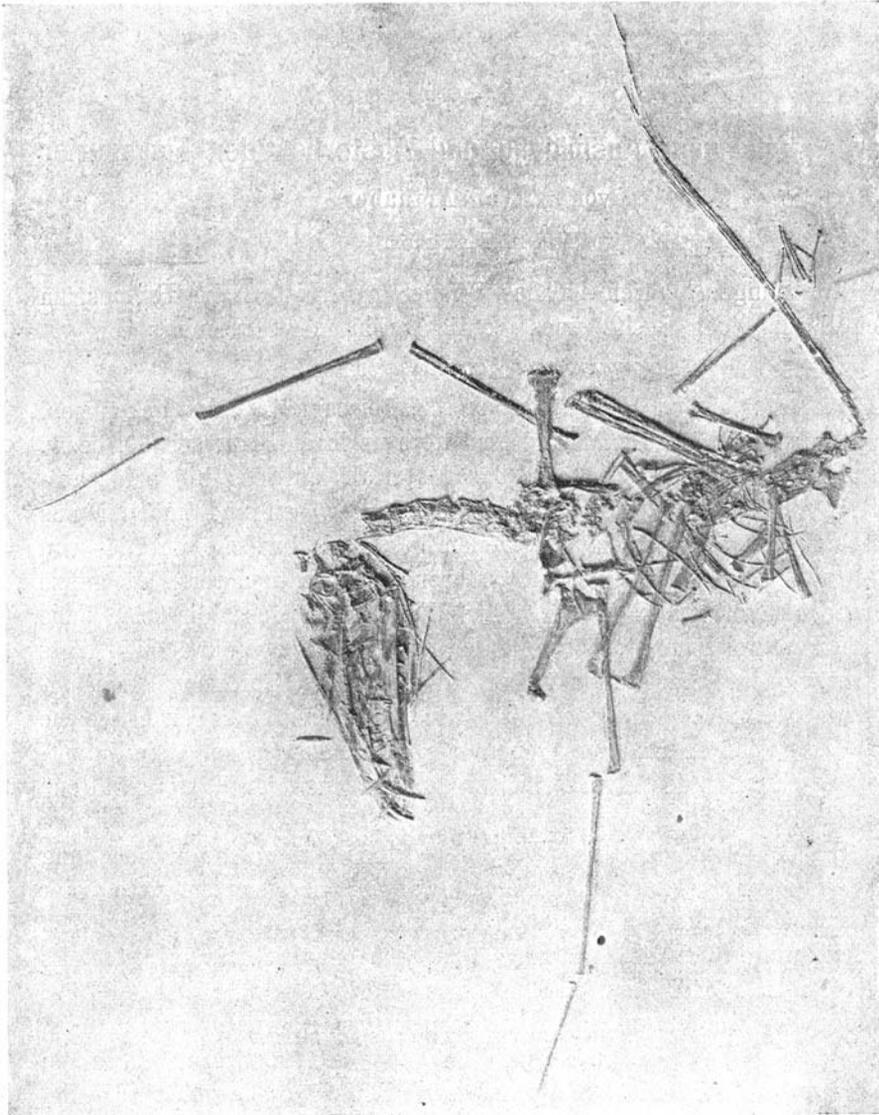


Fig. 1. *Dorygnathus banthensis* Theod. sp., Oberlias von Holzmaden, Wiener Exemplar,  $\frac{1}{4}$  d. nat. Gr. (nach Arthaber).

aus der Literatur rekonstruierbar ist, scheint H. v. Meyer (1830) es gewesen zu sein, der in der Sammlung von Banz zuerst die Flugsaurierknochen entdeckte, und sie mit *Pt. macronyx* Buckl. (1829) identifiziert

hatte. Erst nachher scheint Theodori sich dem Studium dieser Reste gewidmet zu haben (1831). Im Jahre 1856 ferner fand Opper im Oberlias von Bayreuth ein zweites Unterkieferfragment (heute Münchener Sammlung) und 1858 ein drittes; dann kam noch zur Zeit Quenstedts eine kleine Platte mit einzelnen Skeletteilen aus den Holzmadener Brüchen an die Tübinger Universitätssammlung<sup>1)</sup> und erheblich später eine zweite. Endlich, Ende des letzten Jahrhunderts, lieferten dieselben Brüche nacheinander mehrere sehr schöne Skelette desselben Flugsaurier-typus mit erhaltenem Schädel. Soweit mir bekannt geworden, hat außer dem Wiener Exemplar die Universität Tübingen erst ein, in neuester Zeit noch ein zweites Exemplar erworben, in letzter Zeit auch eines das Berliner Museum für Naturkunde. F. Plieninger hat die Be-

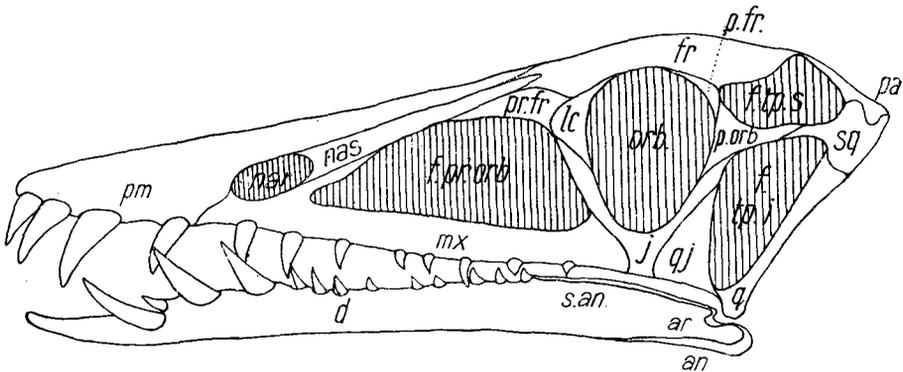


Fig. 2. *Dorygnathus banthensis* Theod. sp., Oberlias von Holzmaden, Wiener Exemplar, etwas verkleinert (nach Arthaber).

schreibung der Tübinger Stücke übernommen; Herrn Geheimrat Pompeckj verdanke ich die Kenntnis aller drei Exemplare. Ein fünftes hat die Universität Loewen s. Z. angekauft, doch fehlt demselben der Schädel; es ist mir in einer Photographie des Wiener Hofmuseums bekannt geworden. Alle Exemplare ergänzen sich untereinander und so konnte nun endlich eine, bis ins Detail gehende Beschreibung gegeben werden.

Die Matrix der Holzmadener Fossillager ist der weiche Posidonomyen-Schiefer, aus welchem durch Präparation die Knochen und das ganze Skelett bloßgelegt wird, was mit unerreichter Meisterschaft Herr B. Hauff selbst besorgt.

Bevor ich zur Besprechung der Flugsaurier und der beiden anderen Punkte meines Themas übergehe, möchte ich einen knappen Überblick

<sup>1)</sup> F. Plieninger 1907, S. 228, Taf. 15.

über die Entwicklung der, das Festland bewohnenden Wirbeltiere im oberen Paläozoikum und in der Triaszeit bis zum Auftreten der Flugsaurier geben, weil man erst dann versteht, warum diese Reptilgruppe überhaupt Flugvermögen erlangt hat, und mich dann im speziellen den Flugsauriern zuwenden.

Wir finden die ersten Andeutungen landlebender Wirbeltiere als Fußspuren im Oberdevon; aus dem Karbon sind sie selbst fossil erhalten geblieben. Es sind kleine Amphibien aus der Gruppe der Stegocephalen, deren kiemenatmende Jugendstadien im Süß- und Brackwasser lebten. Im Perm werden die Formen größer und enden mit Riesengröße in der Obertrias. Die Stegocephalen sind langsame, niedrig gebaute, wohl karnivore Tiere mit starkem Bauchpanzer.

Im Rotliegenden von Niederhäßlich fand Credner neben ihnen auch die ersten Reptilien; flinke, kleine, meist langgeschwänzte Lazerilier, die sich in der Folgezeit mächtig entwickeln und nach den Stegocephalen die Herrschaft über Festland, Meer und Luft erringen. Die Stegocephalen waren daher ihre überlegenen Feinde, denen sie sich nur durch größere Intelligenz und Schnelligkeit auf dem Festlande entziehen konnten. Auch die Reptilien waren größtenteils karnivor. Der mächtige Anreiz des Kampfes ums Dasein verursachte ihre überraschende Anpassungsfähigkeit: schon im Rotliegenden selbst adaptieren sie sich bis zu gewissem Grade an das Leben im Süß- und Brackwasser, wo sie sich von Fischen und Stegocephalenlarven nähren; später werden ihre Gestalten größer, und die Anpassung an das Wasserleben, das ihnen Schutz und Nahrung bietet, wird immer mannigfaltiger. Von der Untertrias an leben die nun ebenfalls schwer gepanzerten, großen, krokodilähnlichen Parasuchier noch in den Flüssen und Seen dieser Periode; dann aber zeigt sich, vielleicht von der Mitteltrias an, zugleich mit dem Übergang an marine Verhältnisse als Küsten-, Strand-, Seichtwasser- und Hochseeformen der ganz ungläubliche Anpassungsreichtum an verschiedene Lebensbedingungen, welcher die quadripede Stammform rasch bis zur torpedoähnlichen Fischgestalt mit den möglichen Zwischenformen abändert.

An der Küste lebende Formen haben Molluskennahrung, was sich im Gebisse durch nußknackerähnlich wirkende Plattenzähne, sogar durch Abänderung der Unterkieferspitze zu meißelartiger Gestalt, zum Abstoßen der Muscheln vom Grunde, ausdrückt: z. B. *Hyperodapedon* (Elgin-Sandstein), *Placodontiden* (germanische und marine Mitteltrias) und wohl z. T. auch die *Thalattosaurier* (amerikanische Mitteltrias).

Andere Nahrung hatten die auf dem Festlande und am Strande lebenden, sauropterygen *Nothosaurier* der Mitteltrias und die nach dem Flachboottypus gebauten, pleurodiren Schildkröten, welche vom festen Lande, den Flüssen und allmählich dem Strande zustreben und in Mittel- und Obertrias auftreten.

Reine Fischnahrung hingegen hatten die vollkommen fischähnlich gewordenen *Ichtyopterygier*, die wir von der Mitteltrias an kennen und die schon bei ihrem ersten Auftreten den alten Festlandstypus vollkommen abgestreift haben: *Cymbospondylus*, *Ichthyosaurus*, *Shastasaurus*.

Wir kennen nur verhältnismäßig wenige Landformen der Triaszeit, wenn wir von den, in gesonderten Asylen lebenden *Theromoren* (Cope) absehen, was sich durch die Sedimentierungsbedingungen erklärt und zwar gehören sie den *Pseudosuchiern* an (*Scleromochlus*, *Hallopus* usw. des Elgin-Sandstein) oder den Vorläufern der, erst in Jura und Kreide herrschenden *Dinosaurier*. Immerhin treten theropode Dinosaurier schon in Mittel- und Obertrias auf, z. B. *Plateosauriden*, *Anchisauriden*, *Coeluriden* (*Tanystropheus*, *Saltopus* usw.). Diese ziemlich schweren, in Sumpflandschaft lebenden Formen erleichtern ihr Gewicht durch teilweise Pneumatizität der Knochen und besitzen schon die Bipedalie, welche ihnen ermöglicht, sowohl die Feinde früher zu erspähen und sich ihnen im Lauf schneller zu entziehen, als auch im Sprung sich überraschend auf das Opfer zu stürzen.

In der Untertriaszeit fand wohl auch die Flucht auf Bäume und die Anpassung an arboreale Lebensweise statt, der Vorstufe zum Leben in der Luft, welches die Pterosaurier von der Mitteltrias an allmählich zu den vollendetsten Fliegern überhaupt macht.

Auffallend bleibt, daß der Zerfall des ganzen Reptilstammes in einzelne Zweige sich in der Trias ausnehmend rasch, explosiv vollzieht und daß wir nirgends allmähliche Umbildung beobachten können. Das gilt allgemein für alle Formen, welche Wasser und Luft bewohnen, während sich die triadischen Festlandsformen unserer Kenntnis bisher am meisten entzogen haben.

Somit haben die Reptilien schon in der Mitteltrias die vollendetsten Anpassungsformen erlangt, welche in den drei Elementen Wasser, Festland, Luft erreichbar sind: die Fischgestalt, der aufrechte Gang und der Vogelflug.

## I. Die Entwicklung der Flugsaurier

Es ist auffallend, daß die Flugsaurier, ähnlich wie die Schildkröten, als fertiger Typus in der Trias auftreten und daß wir auf der Suche

nach Ahnen und Abstammung durch paläontologische Funde direkt nur sehr wenig unterstützt werden und daher Hypothese und Spekulation zu Hilfe nehmen müssen.



Fig. 3a. *Tribesodon longobardicus* Bass., oberer Mitteltrias von Besano (Lombardei); etwas verkleinert.

a) *Rhamphorhynchoidea*

1. Der älteste Flugsaurier stammt aus den lombardischen Perledoschiefern bei Besano (= obere Mitteltrias) und wurde von Bassani

*Tribesodon longobardicus*

benannt, weil er Zähne mit drei Spitzen haben soll. Das Original be-

findet sich im Mailänder Museo civico und ist nie abgebildet worden. Das vorstehende Bild ist von einer Photographie abgenommen, die Baron Nopcsa angefertigt hat, die aber wohl infolge des mangelhaften Originalen unklar ist, weshalb ich eine Rekonstruktion des Schädels versucht habe (Fig. 3b). Er ist primitiv reptilähnlich und zeigt schon die zwei präorbitalen Durchbrechungen, die wir beim gleichalten amerikanischen karnivoren Dinosaurier *Anchisaurus* in ähnlicher Anordnung finden.

2. Die nächste Form ist *Dimorphodon macronyx* Buckld. aus dem englischen Unterlias. Für den Flug noch ungenügend ausgestattet, mit geringer Tragfähigkeit der kurzen Flügel, langem Schwanz und relativ langem Unterschenkel. Auffallend ist der große Schädel, der besonders

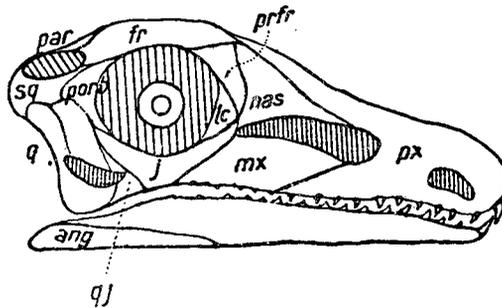


Fig. 3b. Schädelkonstruktion von *Tribesodon longobardicus* Bass. (Arthaber 1917).

große Lücken mit ganz schmalen Knochenbrücken besitzt, um sein Gewicht hierdurch zu reduzieren (vergl. Arthaber 1919 a. a. O. Fig. 6).

3. Aus dem englischen Oberlias liegt die nächstjüngere Form vor, *Parapsicephalus Pourdoni* Newt., von der wir aber leider nur den Schädel kennen. Er streckt sich schon in die Länge, wie wir es später bei den jüngeren Pterosauriern allgemein finden, und hat aus Gründen der Widerstandsfähigkeit die Knochenbrücken zwischen den Schädeldurchbrechungen bedeutend verstärkt. Die Bezahnung erinnert an *Dimorphodon*. Seit 1861 ist *Parapsicephalus* als identisch mit der Tithonform *Scaphognathus* weitergeführt worden, trotzdem der Schädelumriß, die Bezahnung und die Größenverhältnisse der präorbitalen Lücken dem widerspricht, weshalb ich<sup>1)</sup> diese Form endlich unter obigem Namen abgetrennt habe (vgl. Arthaber 1919 a. a. O. Fig. 7).

<sup>1)</sup> Denkschriften der Wiener Akademie d. Wiss. math. nat. Kl. Bd. 97, 1913.

4. Der süddeutsche Oberlias enthält zwei verschiedenartige Flugsaurier-Typen, die als *Campylognathus* und *Dorygnathus* beschrieben worden sind.

- a) *Campylognathus Zitteli* benannte Plieninger eine Form aus Holzmaden. Damals (1894) war nur der Unterkiefer von *Dorygnathus* bekannt, der sich durch die langgezogene, zahnlose Spitze und die spärlichere Bezahnung gut von jenem der neuen Art unterscheidet. Heute, nachdem wir die ganzen Exemplare in Vergleich stellen können, finden wir eine Menge grundlegender Unterschiede, welche die Berechtigung der Aufstellung einer eigenen Gattung beweisen.

*Campylognathus* hat einen relativ kleinen Kopf mit großer Orbitalöffnung und relativ kleineren präorbitalen sowie postorbitalen Durchbrechungen; der Rumpf ist ebenfalls relativ klein, dafür der Schwanz ausnehmend lang. Ganz bedeutend ist die Flügellänge im Vergleich zur kurzen Mittelhand und dem kurzen Unterarm.

- b) *Dorygnathus banthensis*, die andere Oberliasform, hat bei erheblichem Größenunterschiede des Rumpfes einen fast doppelt so großen Schädel mit anders geformten prä- und postorbitalen Lücken, etwas größeren Rumpf und fast nur halb so langen Schwanz; Unterarm und Mittelhand sind trotz der Größendifferenzen der Tiere von ähnlichen Massen, aber der Flugfinger nur halb so lang wie dort. *Campylognathus* ist also eine schlanke, grazile Form von großer Flugfähigkeit gewesen, *Dorygnathus* eine plumpere, schwerfälligere Form mit kurzen, wohl etwas breiteren Flügeln.

	<i>Campylognathus</i>	<i>Dorygnathus</i>
Schädellänge . . . . .	8	14 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
Schwanzlänge . . . . .	60	30
Ulna-Radius . . . . .	8	10
Metacarpus . . . . .	36	3
Flugfingerphal. 1 . . . . .	20	8 } 10 } 10 } 9,5 } 37
„ 2 . . . . .	19,4	
„ 3 . . . . .	16,2	
„ 4 . . . . .	12	

5. Nur der englische obere Dogger lieferte aus den Stonesfield Slates einige Reste, die zweifellos *Rhamphorhynchus* angehören. Owen<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> History of British Fossil Reptiles Vol. I und Vol. IV 1849—84 (London, Cassel & Co.). — Ursprünglich auf Subskription gedruckt, wurde das große Werk später von der „Palaeontogr. Soc.“ übernommen, unter dem Titel „Monograph on the Fossil Reptiles“. Auffallenderweise differieren beide Ausgaben in der Paginierung und Tafelnumerierung. Ich zitiere im folgenden nach meinem „History“-Exemplar.

führte (Taf. XIX Fig. 17—19, 28) vier erste Flugfingerglieder, jeden unter einem besonderen Artnamen an, und Seeley<sup>2)</sup> beschrieb ein schlecht erhaltenes Schädelfragment als *Rhamphorh. Prestwichi*, welches sich enger an die jüngeren Rhamphorhynchen des Tithon wie an die älteren des englischen Lias anschließt. Im süddeutschen Dogger fehlt, weil keine feinen Schiefer oder Kalke entwickelt sind, auch die Erhaltungsmöglichkeit für Flugsaurier.

6. Hingegen enthält das englische Kimmeridge einige Extremitätenknochen, welche wieder unter gesonderten Artnamen von Owen (a. a. O. Taf. XIX Fig. 10—12, 15, 16, 20, 22) beschrieben worden waren und gewiß ebenfalls *Rhamphorhynchus*-Reste darstellen.

7. Dann aber, im oberen Weißjura ist im süddeutschen Tithon das Maximum der Entwicklung der Rhamphorhynchen oder, besser gesagt, die meisten gut erhaltenen Reste dieses Genus stammen daher, neben denen die primitivere Form *Scaphognathus* fast verschwindet. Auch betreffs der Flugfähigkeit bestehen zwischen beiden ähnliche Unterschiede wie zwischen den obengenannten Oberlias-Typen.

- a) *Scaphognathus crassirostris* Goldf. (1831) ist in der Literatur nur in einem, dem sog. Bonner Exemplare erhalten, doch fehlen ihm Becken, Schwanz und Hinterextremität und zum Teil der Flugfinger. Der Schädel hat eine Länge von ca. 12 cm, eine gerundete Schnauze, große Orbitalöffnung, kleinere Präorbital- und schmale postorbitale Lücken und eine spärliche Bezahnung. Der Flügel hat ungefähr die dreifache Länge des Unterarmes, ist also nicht groß und ähnelt jenem von *Dorygnathus*.
- b) *Rhamphorhynchus* dagegen ist in mehreren Arten bekannt, die aber kaum alle berechtigt sind, weil sie nur auf mangelhaftes Material hin aufgestellt wurden. Die häufigste Art ist *Rh. Gemmingi*. Der Schädel ist nach hinten stark überbaut und breitgerundet, vorn dagegen spitz zulaufend, vielleicht mit Hornschutz im Ober- sowie im Unterkiefer. Die Augenöffnung ist sehr groß, dagegen die vorn- und hintenliegenden Öffnungen stark verkleinert. Das berühmte Heidelberger Exemplar (vgl. Meyer 1860, Taf. 9) besitzt einen kurzen, kräftigen Hals, etwas längeren Rumpf und fast dreimal so langen Schwanz; der Flugfinger ist fast sechsmal so lang wie der Unterarm. *Rh. Gemmingi* war also ähnlich wie *Campylognathus* ein vortrefflicher Flieger.

---

<sup>2)</sup> Quart. Journ. Geolog. Soc. London Vol. 36, p. 27, 1888.

Eine andere Art, *Rh. Kokeni* Plieninger (1907, Taf. 16) ist eine bedeutend größere, schwerere Form, der größte Rhamphorhynchide überhaupt; im Schädel verringern sich die präorbitalen Lücken stark, im Vergleich zu *Rh. Gemmingi*. Vielleicht gehört dieser Art ein Flugfingerglied an, das H. v. Meyer (1860, Taf. 7, Fig. 7) abbildet und das 20 cm mißt, folglich zu einem Flügel von ca. 83 cm Länge gehört.

Von Rhamphorhynchus besitzen wir mehrere Exemplare mit gut erhaltener Flughaut und Steuerschwanz, und zwar:

1. *Rh. Gemmingi* s. s. (vgl. Zittel 1882, Taf. 10), Münchener Exemplar; ein prächtig erhaltener einzelner Flügel. Erheblich schlechter ist das Dresdener Exemplar (vgl. Wanderer 1908, Taf. 21). E. von Stromer hat 1910 und 1913, bei Verwendung aller Funde, eine Rekonstruktion des Gemmingi-Typus gegeben. In neuester Zeit haben wir aus amerikanischem Besitze durch Gilmore (1906) ein Exemplar mit Flügel und Steuerschwanz kennen gelernt und von Eichstätt ein Flügelexemplar, dessen eine Platte L. von Ammon (1909) abgebildet hat und dessen vorzügliche Gegenplatte das Berliner Museum für Naturkunde besitzt.

2. *Rh. phyllurus* Marsh (1887) vom Peabody Museum mit Flügeln und Steuerschwanz fällt ebenfalls in den Begriff von *Rh. Gemmingi*.

Wenn wir die Entwicklung der Rhamphorhynchoideen von der Trias bis in das Tithon überblicken und fragen, ob und welche Fortbildung des Flugtyps stattgefunden hat, dann finden wir folgendes:

Bei den ältesten Formen ist der Schädel noch breit, allseits gewölbt mit runder Schnauze, die vereinzelt nochmals im Tithon wiederkehrt (*Scaphognathus*), mit großen präorbitalen Durchbrechungen, relativ kleiner Orbita und wenigen, reptilähnlich nach hinten und abwärts gestellten Zähnen. Bei den jüngeren wird die Orbita allmählich die größte Schädellücke und die post- sowie präorbitalen verkleinern sich; der Hirnschädel wird kürzer, kugelig gewölbt und überbaut sich nach rückwärts, die Schnauze wird spitz zulaufend, endet schließlich in eine lange Spitze, die vielleicht einen Hornschutz trug; der Unterkiefer biegt sich nach abwärts, läuft in eine Spitze oder Schneide aus und im Ober- sowie Unterkiefer stellen sich die Zähne rechenförmig nach außen.

Die Wirbelsäule zerfällt in die drei Abschnitte Hals, Rumpf, Schwanz; die beiden ersteren bleiben im allgemeinen konstant (Hals stets 8, Rumpf 18 bis 20 Wirbel, die aus dem Schwanzabschnitt einbezogen werden; der letztere hingegen ist, je nachdem es sich um lang-

oder kurzschwänzige Rhamphorhynchen handelt, aus 25 bis 40 Wirbeln gebildet. Ob die letzten, untersten Schwanzwirbel bei kurzschwänzigen Rhamphorhynchen nicht mehr verknöchern, wissen wir nicht, aber es ist wahrscheinlich; die langschwänzigen Formen sind, mit einer Ausnahme (*Campylognathus* mit 35 Wirbeln), die geologisch jüngeren; ob bei allen ein Höhensteuer entwickelt war, wie im Tithon, wissen wir nicht.

Das Schultergelenk bleibt so ziemlich konstant in der ganzen Entwicklungsperiode, außer daß die Gelenkpfanne von der Scapula herab-rückt und später von Scapula und Coracoid getragen wird.

Im Arm verkürzt sich der Oberarm, so daß der Unterarm im Ver-gleiche zu ihm länger wird. Auffallend ist, daß bei jenen Arten, von denen wir mehrere Exemplare kennen (*Dorygnathus*, Rhamph. *Gemmingi*) die Längenverhältnisse des Unterarmes und auch des ersten Flugfinger-gliedes bei ihnen nicht die gleichen bleiben.

Im Handgelenk verändert sich in der langen Zeitspanne vom Lias bis ins Tithon nichts und die zwei Reihen Carpalia zu je zwei Elementen bestehen fort.

In der Mittelhand verkürzt sich der Metacarpus und im Tithon finden wir, z. B. bei *Rh. Gemmingi*, daß Ulna-Radius die vierfache Länge des Flugfinger-Metacarpus erreicht.

In der Hand sehen wir am klarsten die Fortbildung: im Vergleich zum besten Liasflieger *Campylognathus* ist der tithonische *Rh. Gemmingi* noch weit stärker spezialisiert, dessen Flügelspannweite fünfmal so lang als Ober- und Unterarm, resp. fünfzehnmal so lang als sein Metacarpus wird. Bald ist das erste, bald das zweite, bald das dritte Flugfinger-glied das längste; einheitlich vertieft sich die Gelenkpfanne und verstärkt sich die Sperrvorrichtung des Flügels im ersten Fingerglied.

Der sogenannte Spannknöchel für das angenommene und für mich recht zweifelhafte Halspatagium, das wir nur mangelhaft bei einem einzigen Exemplare (*Rh. Gemmingi*, Flügelexemplar von München) z. T. kennen, ist einheitlich aus einem einzigen Stücke gebildet.

Das Becken der Rhamphorhynchen besteht immer aus vier Wirbeln; ein Praepubis ist entwickelt, das bei den älteren Formen breit schaufelförmig, bei den jüngeren des Tithons nur mehr spangen-förmig entwickelt ist.

Das Bein ist im Verleiche zum Arm zart und mit Ausnahme des unterliasischen *Dimorphodon* kürzer als letzterer; auch im Bein ist der Distalknochen kürzer wie der proximale. Eine Fibula ist durch-gehends vorhanden, doch ist sie im Lias noch so lang wie die Tibia, im Tithon dagegen schon erheblich kürzer geworden.

Die Fußwurzel besteht im Lias aus drei Elementen in zwei Reihen, die sich im Tithon auf zwei, übereinander liegende Stücke reduziert haben.

Im Fuß ist von den fünf Strahlen der eine (V) krallenlos und wirkte beim Spannen der Flughaut mit; die anderen (I—IV) tragen Krallen. Im Tithon ist der krallenlose schon verkürzt und nähert sich in der Ausbildung jener der gleichalten Pterodactylen.

## II. Pterodactyloidea

Diese zweite Gruppe der Flugsaurier tritt neben der ersten im Tithon auf und muß sich im Dogger vom Reptilhauptstamm abgetrennt haben, somit erheblich später als die Rhamphorhynchoidea. Die einzige, uns bekannt gewordene Form aus dem englischen Dogger ist zu schlecht erhalten, um hierüber Aufschluß zu geben.

Drei Horizonte kommen für die Entwicklung der Pterodactylen für uns in Betracht: 1. Die Ablagerungen des süddeutschen obersten Jura als Solnhofener oder Kehlheimer Kalkschiefer usw., von äußerst feinem Korn und die etwas gröberen Nusplinger Plattenkalke; 2. die Ablagerungen der englischen Unter- und Oberkreide (Wealden, Hastings Sandstein, Upper Greensand von Cambridge); 3. diejenigen der amerikanischen Oberkreide (Niobrara Group) in Kansas.

1. Nur im Tithon allein tritt *Pterodactylus* in guter Erhaltung auf. Wir kennen eine ganze Anzahl von Exemplaren, fast alle mit besonderen Artnamen bezeichnet. Was aber besonders wertvoll ist, wir kennen junge Exemplare mit einer Rumpflänge von nur 3 cm, welche z. B. in der Schädelbildung einen allmählichen Übergang des Typus *Rhamphorhynchus* zu *Pterodactylus* erkennen lassen.

Charakteristisch für ihn ist das Vorkommen von nur einer prä-orbitalen Lücke im Gegensatze zu den beiden Lücken bei den Rhamphorhynchen. Bei der höchst spezialisierten Art, *Rh. Gemmingi* sahen wir schon eine auffallende Reduktion, indem die beiden Lücken kleiner werden und näher an die Orbitallücke heranrücken; die prä-orbitale sitzt dabei tiefer, die Nareslücke höher und sie bereiten durch Verengung der Knochenbrücke ein Zusammenfließen beider Öffnungen in eine einzige vor. Schon beim jungen *Pterodactylus* s. s. sieht man deutlich einen, in die einzige Präorbitallücke herabhängenden Zapfen (*Pt. longirostris* Cuv., vgl. Meyer 1860, Taf. II, Fig. 1), der bei älteren Individuen bald mehr (*Pt. suevicus* Qu., vgl. Plieninger 1907, Taf. 18), bald weniger verschwindet (*Pt. longicollum*, vgl. Plieninger *ibid.* Taf. 19). Dieser Zapfen ist natürlich der Rest der nasopräorbitalen

Knochenbrücke und nicht, wie H. v. Meyer annahm, ein Anhang des Präfrontale. Bei anderen jungen Individuen hingegen scheint ausnahmsweise ein Rest der Präorbitallücke sichtbar zu bleiben (*Pt. elegans*, vgl. Zittel 1882, Taf. 13, Fig. 3) oder wir sehen nur eine einzige, auffallend lange Lücke (*Pt. Meyeri*, vgl. Meyer 1860, Taf. 4, Fig. 2) oder eine relativ kleine neben der auffallend vergrößerten orbitalen (*Pt. brevisrostris* Sömm., vgl. Zittel 1882, Taf. 12, Fig. 3). Freilich wissen wir nicht, wie viel von diesen Unterschieden tatsächlich vorhanden oder nur durch den Erhaltungszustand bedingt sind, oder wie viel durch unexakte Wiedergabe verursacht ist. Nur Untersuchungen am Originale können diese Fragen beantworten.

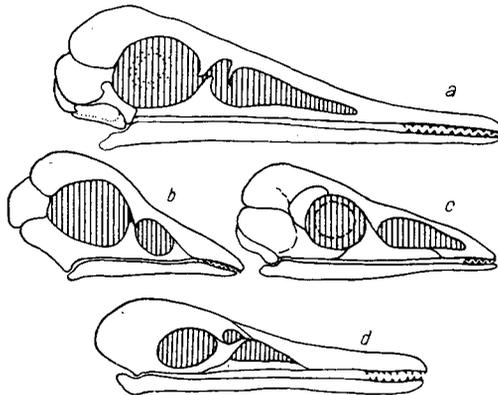


Fig. 4. Schädelformen junger Pterodactylisten. a *Pt. spectabilis* H. v. M. (nach H. v. Meyer), b *Pt. brevisrostris* Sömm. sp. (nach K. v. Zittel), c *Pt. Meyeri* Mstr. (nach H. v. Meyer), d *Pt. elegans* Wagn. (nach K. v. Zittel); etwas vergr.

Der Schädel zeigt, vielleicht als sexuelles Merkmal, ausnahmsweise einen Frontalkamm (*Pt. Kochi*, vgl. Plieninger 1901, Taf. 4), sonst meist eine Überbauung nach rückwärts, selten einen langen Parietalkamm (*Pteranodon*, vgl. Eaton 1910). Die Schnauze ist breiter oder spitzer gerundet mit einer vollständigen (*Pt. Kochi*, *longicollum*) oder reduzierten Bezahnung (*Pt. longirostris*, *suevicus*). Auch die Gestalt und Umrißform des Unterkiefers ist verschieden. Wir unterscheiden deutlich zwei Typen: der eine ist vorn verbreitert und hinten verschmälert (*Pt. longirostris*, *Kochi*, *Pteranodon* usw.), der andere verjüngt sich von der Gelenkregion aus allmählich gegen die Spitze (*Pt. longicollum*, *suevicus*, *Ornithodesmus*, Hookey 1913, Taf. 37); Zwischenformen zwischen beiden sind vorhanden. Zweifellos hängt die Form des Unter-

kiefers mit der Entwicklung eines größeren oder kleineren Kehlsackes zusammen (siehe S. 37 u. f.).

Charakteristisch sind die durchwegs längeren Halswirbel (*Pt. longicollum*), das Sternum mit langem vogelähnlichem Kiele (*Pt. longicollum*, vgl. Meyer 1860, Taf. 7, Fig. 3), eine relative Verkürzung des Armes im Vergleich zur Mittelhand, die länger als der Unterarm wird; der Carpus besteht nicht mehr aus drei Elementen, der Spannknochen dagegen aus zwei Stücken und das erste Flugfingerglied übertrifft trotz der Länge des Metacarpus diesen noch um Einiges. Es wird also der Arm verkürzt, Hand und Flugfinger aber verlängert, wodurch die Bewegungsachse näher an den Körper heranrückt.

Die Wirbelsäule zeigt eine Verschmelzung bis zu zehn Wirbeln im Sacrum (*Pt. dubius*, Meyer 1860, Taf. VI, Fig. 1) und einen, auf nur wenige kleine Wirbel reduzierten Schwanzstummel; die Hinterextremität ist klein, hat aber im Vergleich zu *Rhamphorhynchus* einen verlängerten Unterschenkel, nur zwei Elemente in der Fußwurzel und eine reduzierte fünfte Zehe, die bei der anderen Gruppe verlängert war, weil sie bei dieser die Flughaut zu spannen hatte, um dem Steuerschwanz freie Bewegung zu ermöglichen, während hier diese Funktion entfällt und die Flughaut außen an der Fußwurzel endet.

Merkwürdigerweise haben wir im Vergleich zu den mannigfachen *Rhamphorhynchus*-Exemplaren mit erhaltener Flughaut nur ein einziges junges *Pterodactylus*-Individuum mit Flughaut kennen gelernt (Winkler 1874, Taf. 8).

2. Überraschend ist die große Anzahl von Pterosaurierarten in der englischen Unter- und unteren Oberkreide, welche Seeley und Owen beschrieben. Sieht man näher zu, dann handelt es sich um, mit Artnamen fixierte, Fragmente von Kiefern, um Wirbel oder um Gelenksenden von Extremitätenknochen. Wenn erstere wegen ihrer besonderen Gestalt gewiß als Arten angesehen werden können, fehlt doch jede Gewißheit, ob die Zuteilung von Wirbeln und Extremitätenstücken zu diesen auch richtig sei, weil eben ganze Skelette fehlen und größere Schädelknochen nur in einem Falle vorgekommen sind. Seeley hatte zum Gebrauch für Studenten einen Index zum Studium des Woodwardian Museum verfaßt, welcher viele, wie er in der Einleitung sagt, „provisorische“ Namen enthält; jedes abweichende Stück erhielt, ohne Abbildung, einen besonderen Artnamen, der in sehr vielen Fällen in der Literatur mit Unrecht fortgeführt wird, und dasselbe gilt mit einigen Einschränkungen auch von den vielen aufgestellten Gattungen. Ohne Abbildungen oder Rekonstruktionsbilder, so problematisch sie auch sein mögen, ist eine

Vorstellung vom Aussehen einer Gattung oder Art unmöglich. Deshalb habe ich versucht, die Schädel einiger besonders auffallender Formen aus der englischen Kreide nach den erhaltenen spärlichen Resten zu rekonstruieren. Spätere Funde werden das Bild vielleicht verändern, aber nach dem heutigen Stand unserer Kenntnis ist es in jedem Falle berechtigt.

In erster Linie müssen wir aus der Fülle von Namen jene herausgreifen, welche wirklichen Gattungen zu entsprechen scheinen.

- a) *Ornithocheirus* Seeley (1869). Im „Index“ S. XVI finden wir diese Bezeichnung zum ersten Male verwendet, mit dem Kriterium „no teeth anterior to the palate“ und der Anführung der Owenschen Art *Pterodactylus simus* (Taf. XI, Fig. 1—10) an erster Stelle, die somit als Typus zu gelten hätte und angeblich eine unbezahnte Praemaxille besitzt. Man versteht mit bestem Willen diese Angabe nicht, weil gerade diese Art sowohl auf Maxille wie Präemaxille stark bezahnt ist. Owen hatte sie (S. 542) schon 1864 (a. a. O.) von den andern Arten als *Criorhynchus* abgetrennt.

Ebenfalls im „Index“ S. XVI stellte Seeley die Gattung *Ptenodactylus* für einen andern Kiebertypus auf und führte an erster Stelle hierfür Owens *Pt. Sedgwicki* (Taf. VII, Fig. 1, 2, 7) an. Sie besitzt im Gegensatze zur kurzen Schnauzenform des „simus“ einen langen, an *Pteranodon* erinnernden, stark bezahnten Kiefer mit triangulärem Querschnitte. Das Palatinum trug eine Mediankante, welcher im Symphysenstücke des Unterkiefers zwei Kanten mit dazwischenliegender Rinne entsprechen. Wenn auch Owens Vermutung (a. a. O. S. 381), daß wir bei derartigen Kieferformen eine schnurförmige, eventuell zweiteilige Zunge annehmen müssen, gewiß unrichtig ist, so können wir doch vielleicht auf eine härtere Fischnahrung schließen.

*Ptenodactylus* wurde aber von Seeley selbst schon im nächsten Jahre (1870) wieder aufgegeben und alle Arten, sowohl die kurz- wie langschnauzigen in seiner Gattung *Ornithocheirus* untergebracht. Da aber, wie oben erwähnt, für erstere der Owensche Gattungsname *Criorhynchus* Geltung behält, muß *Ornithocheirus* s. s. als Gattungsbezeichnung des langschnauzigen Typus bleiben.

Owen hatte (a. a. O. Taf. I, Fig. 5) versucht, den Schädel zu rekonstruieren. Weil er aber als Muster hierfür *Rhamphorhynchus* (mit zwei Präorbitallücken) verwendete, mußte dieser Versuch mißglücken; dann hat Seeley 1871 (Taf. III, Fig. 5) eine

unmögliche, aber (1901, Fig. 69) in „Dragons of the Air“ eine anscheinend wohl gelungene Rekonstruktion gegeben.

Ich habe ebenfalls (Fig. 5) eine Rekonstruktion angefertigt und bekomme als Typus einen bezahnten, *Pteranodon* ähnlichen Flugsaurier.

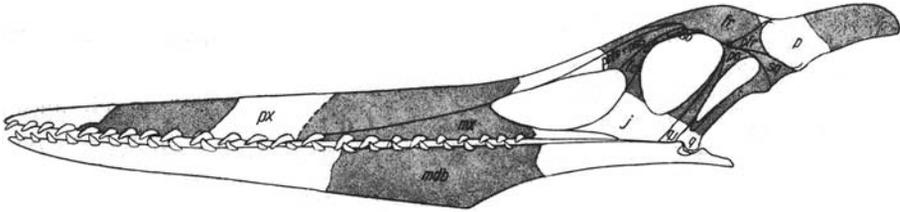


Fig. 5. *Ornithocheirus compressirostris* Owen, Chalk of Kent (m. Neocom).  
Rekonstruktion von Arthaber 1919; ca.  $\frac{1}{3}$  d. nat. Gr.

Zu *Ornithocheirus* sind, soweit mir bekannt, folgende Arten zu rechnen: aus

1. Hastings Sandstein (unt. Neocom)  
*O. sagittirostris* Owen (Taf. XVIII).

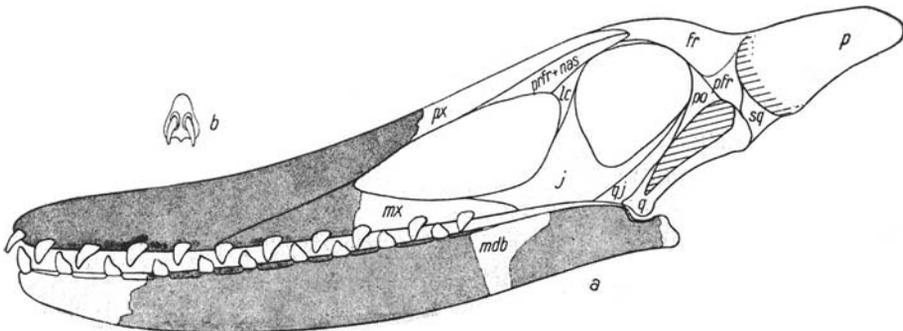


Fig. 6. *Ornithocheirus Cuvieri* Owen, Chalk of Kent (m. Neocom). Rekonstruktion von  
Arthaber 1919; ca.  $\frac{1}{3}$  d. nat. Gr.

2. Chalk of Kent (mittl. Neocom)  
*O. compressirostris* Owen (Taf. I, Fig. 5, Taf. III, Fig. 8—10)  
*O. Cuvieri* Owen (Taf. III, Fig. 1—7).
3. Gault  
*O. Daviesii* Owen (Taf. XIX, Fig. 5, 6).

## 4. Upper Greensand (Cenoman)

*O. Sedgwicki* Owen (Taf. VII, Fig. 1, 2, 7)*O. Fittoni* Owen (Taf. VII, Fig. 3)*O. xyphorhynchus* Seeley<sup>1)</sup> (Taf. I, Fig. 2).

Will man in der systematischen Trennung noch weiter gehen, dann kann man mit Hooley (1914, S. 535) die ganz schmal-schnabeligen Kiefer mit kleinen, herausgedrängten Zähnen vom Typus des *compressirostris*, zu denen auch *machaeorhynchus* und

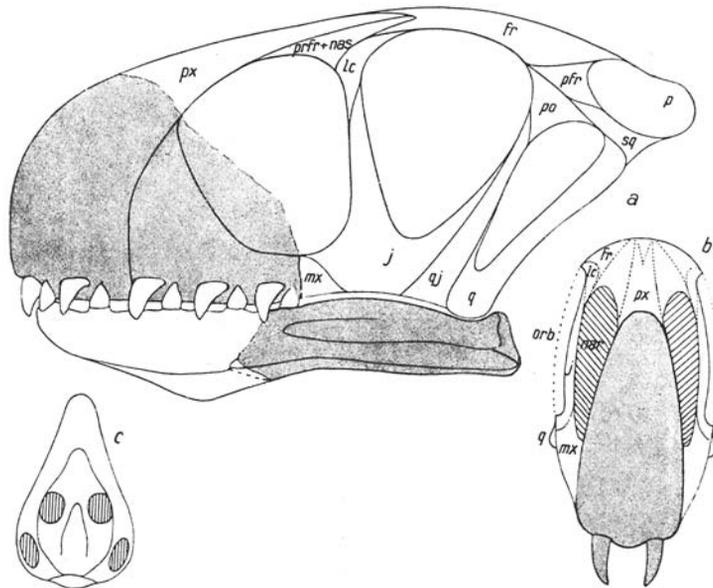


Fig. 7. a, b *Criorhynchus simus* Owen, Upper Greensand von Cambridge (Cenoman),  
c *C. clavirostris* Owen, Wealden (Hastings Sdst. unt. Neocom) von S. Leonard on Sea.  
Rekonstruktion von Arthaber 1919; ca.  $\frac{1}{2}$  d. nat. Gr.

*microdon* Seeley<sup>2)</sup> (Taf. XII, Fig. 1, 2, 6, 7) aus dem Upper Greensand zu zählen wären, als Untergattung *Lonchodectes* auffassen, aber nicht als gleichwertige Gattung.

- b. *Criochynchus* Owen (1864, S. 542). Die Formen dieser Gruppe sind ein auffallender, von allen andern kretazischen Pterosauriergeschlechtern vollkommen abweichender, kurzschnauziger Typus, charakterisiert durch eine, im Profile gerundete Schnauze mit

<sup>1)</sup> Geolog. Magaz., London, New Ser., Dek. II, Vol. VIII, 1881.

<sup>2)</sup> The Ornithosauria, Cambridge 1870.

wenigen groben Zähnen, von denen zwei „Frontalzähne“ vorn am Rande, eventuell zwei weitere oberhalb stehen. Der Querschnitt ist mehr-weniger ebenfalls triangulär und auf dem Gaumen tritt ein flacher Mittelwulst auf.

Für diese Arten mit nur zwei Frontalzähnen gab Owen obige Gattungsbeneennung, für jene mit vier Zähnen die Bezeichnung „*Coloborhynchus*“ (ibid.). Ich kann in diesem Merkmale nur einen Artunterschied erblicken, trotzdem ich Hooleys Auffassung (S. 537, T. XXII, Fig. 4, 5), das Auftreten der oberen Zähne sei durch den Erhaltungszustand, resp. durch verschiedene Abwitterung der Schnauze bedingt, nicht teile.

Zur Gattung *Criorhynchus* rechne ich aus:

1. Hastings Sandstein (unt. Neocom)  
*Cr. clavirostris* Owen (Taf. XIX, Fig. 1—4).

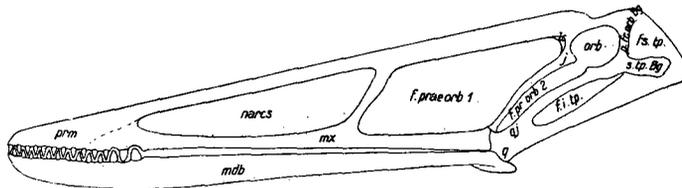


Fig. 8. *Ornithodesmus latidens* Seel. Wealden (u. Neocom), Insel Wight.  
Rekonstruktion von Hooley 1919, ca.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr.

2. Upper Greensand (Cenoman)  
*Cr. simus* Owen (Taf. XI, Fig. 1—10)  
*Cr. Woodwardi* Owen (Taf. XII, Fig. 3)  
*Cr. Reedii* Seeley (1881, Taf. I, Fig. 3).

Nach diesem Material habe ich (Fig. 7) eine Rekonstruktion unter Verwendung des Unterkieferfragmentes (Taf. XI, Fig. 6—10), welches Owen dem „*Woodwardi*“ zuschrieb, versucht.

Die Stellung des Vorderrandes der Nasopräorbitallücke ist bei „*simus*“ gegeben und es ist wohl anzunehmen, daß der Kiefer im Verhältnis zu den massiven Zähnen nicht lang, sondern kurz und gedrungen war. Wir bekommen dann eine Schädelform, die gewissermaßen an *Dimorphodon* erinnert. *Dimorphodon* ist aber ein primitiver Typus aus dem englischen Lias, der am Anfange der *Rhamphorhynchus*-Reihe, *Criorhynchus* ein Typus, der am Anfang der *Pterodactylus*-Reihe steht, vielleicht ist mit ihm der kleine *Pt. Meyeri* Mst. (Meyer 1861, Taf. IV, Fig. 2) der Solnhofener Schiefer verwandt. Dieser besitzt einen auffallend hohen und

gewölbten, von den andern Pterodactylen abweichenden Schädelbau, eine weit in die Schnauze vorreichende Nasopräorbitallücke, welcher der, sonst stets vorhandene, herabhängende Zacken (der Rest der Nasopräorbitalbrücke) fehlt, und eine, auf die Kieferspitze beschränkte Bezahnung (S. 13 Fig. 4c).

- c) *Ornithodesmus* Seeley (1901, S. 173). Das Material, welches zur Aufstellung dieses Genus diente, stammt aus dem Wealden der Insel Wight und umfaßt Teile des Schädels, einen Halswirbel und die synostosierten sechs Rumpfwirbel mit der Notariumsplatte, Teile von Schultergürtel und Vorderextremität, sowie von Becken und Hinterextremität, und ist somit ziemlich vollständig. Seeley gab ihm (a. a. O.) obigen Gattungsnamen und bezeichnete die Art als „*latidens*“, doch erst Hooley hat (1913, S. 174) diese Gattung in ausreichender Weise beschrieben und eine Schädelrekonstruktion (Fig. 8) gegeben. Sie zeigt die bezahnte Schnauze und eine auffallend langgestreckte Schädelform mit unwahrscheinlich kleinem Cranium und zwei Präorbitallücken deshalb, weil der Vorderrand der Nareslücke und Hinterrand der angenommenen präorbitalen erhalten blieb. Das Auftreten zweier, getrennter Lücken würde somit *Ornithodesmus* eine Stellung zwischen den älteren Rhamphorhynchiern und Pterodactyliern von Oberjura und Kreide zuweisen. Das aber kommt mir unwahrscheinlich vor, angesichts der durch die Rumpfwirbel und das Notarium angezeigten hochgradigen Flugspezialisierung, welche sich hier im unteren Neocom schon annähernd auf derselben Höhe befindet wie bei den Pteranodonten des Turon. Die Orbita ist auffallend klein und setzt sich gegen den Kiefer in ein schmales Foramen fort, das Hooley als „Ant-orbital Vacuity 2“ bezeichnet, so daß dieser Typus unwahrscheinlicherweise drei Präorbitallücken hätte. Ich fasse es vielmehr als normalen, nur schlitzförmig veränderten Teil der Augenhöhle auf, welche Veränderung die, bei den Pteranodonten erfolgte Reduktion der Orbita im Vergleiche zur Präorbitallücke einleitet.

Wenn ich die hier erwähnte Auffassungsweise einem Rekonstruktionsskizzenentwurf zugrunde lege (Fig. 9), dann entsteht eine erheblich kürzere Schädelform mit erweitertem Cranium.

In der Halswirbelsäule scheinen Exapophysen vorzukommen; im Rumpfabschnitt ist ein aus sechs Wirbeln bestehendes *Notarium* ausgebildet mit hoher, medianer Supraneuralplatte samt Gelenkpfanne für die Scapula, ganz ähnlich Pteranodon aber ohne synostosierte Rippen wie dort.

Die Humerusgestalt ähnelt jener von *Pteranodon*, jedoch ist der Unterarm noch etwas länger im Verhältnis zum Oberarm wie dort. Er besitzt aber einen deutlich und stark in der Distalpartie reduzierten Radius, der dort noch vollentwickelt ist und teilhat am Carpalgelenk. Das Längenverhältnis zwischen Humerus und Femur ist ähnlich wie dort, das Pteroid dagegen auffallend kurz.

Vielleicht gehört in dieselbe Gruppe auch der von Bowerbank zuerst beschriebene, später auch von Owen besprochene (Taf. VII, Fig. 1—5) *Pterodactylus giganteus* des mittleren Neocom von Kent, von dem wir leider nur Schnauzenende und Vorderrand der Nareslücke kennen (Fig. 10).

- d. *Ornithostoma* Seel. (1871, S. 55). Seeley erkannte in den wenigen Fragmenten, welche Owen (Taf. X, Fig. 4—8) aus dem Upper Greensand (Cenoman) von Cambridge abgebildet und als Flugfinger-

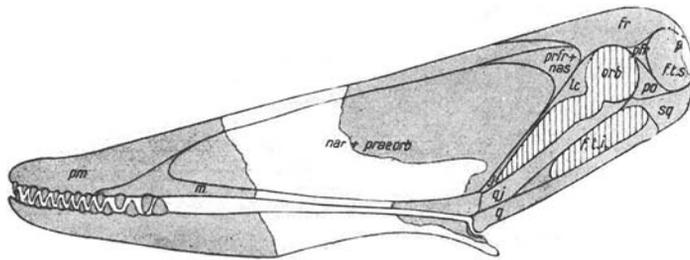


Fig. 9. *Ornithodesmus latidens* Seel., Wealden (u. Neocom), Insel Wight.  
Rekonstruktion von Arthaber 1919, ca.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr.

fragment, resp. Frontale von *Pterod. Sedgwicki* oder *Fittoni* aufgefaßt hatte, die Vertretung eines besonderen Flugsauriertypus, welchen er, ohne Beschreibung beizufügen, unter obigem Namen abtrennte. Es handelt sich um zwei Stücke eines langgestreckten, zahnlosen Kiefers, wie wir ihn seither von *Pteranodon* kennen gelernt haben, und um eine kurze Notariumplatte für ungefähr vier Wirbel.

Erst 1876 hat Marsh<sup>1)</sup> das Genus *Pteranodon* aus dem Turon von Kansas aufgestellt, das ebenfalls zahnlose Kiefer besitzt und ein, freilich viel längeres Notarium. Es ist wohl wahrscheinlich, daß die obige Cenomanform ident mit jener der Kansaskreide sei, aber aus Funden beweisbar ist es nicht. Deshalb muß der obige generische Name fortbestehen, gilt aber lediglich nur für die Frag-

<sup>1)</sup> Americ. Journ. Sc. Ser. III. Vol. XI, New Haven.

mente des oberen Greensandes von Cambridge und wir dürfen noch nicht *Ornithostoma* und *Pteranodon* kurzweg als synonym ansehen, wie es fast immer geschieht.

Aus der Zusammenstellung dieser Tatsachen ergibt sich anscheinend die Berechtigung jener Systematik, welche in der amerikanischen und englischen Literatur verwendet wird. Die Flugsaurier der Kreide scheinen wirklich von den Pterodactylen des Tithon erheblich abzuweichen und werden deshalb als „Familie“ neben eine Familie der *Ornithocheiridae* gestellt. Nur wissen wir leider über ihre Organisation noch zu wenig (mit Ausnahme der Formen der Kansaskreide), während wir über die Tithonformen genau orientiert sind, die aber wieder sowohl stratigraphisch wie organisatorisch weit von jenen differieren, und uns fehlt auch die Kenntnis der Zwischenformen zwischen beiden Gruppen.

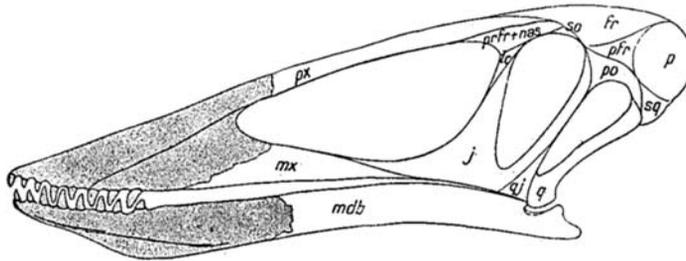


Fig. 10. *Ornithodesmus (?) giganteus* Bwbk., Burham Chalk Pit, Kent, (m. Neocom). Rekonstruktion von Arthaber 1919, ca.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

3. Jüngere Ablagerungen als das Cenoman haben in Europa keine Flugsaurier mehr geliefert, die aber in reicher Menge im Staate Kansas (Nordamerika) in der Niobrara-Group, von Turon-Senonem Alter gefunden worden sind. Es sind sowohl mittelgroße Formen (*Nyctosaurus*), wie enorm große (*Pteranodon*), deren Flügelspannweite jene des Albatros oder des Kondors weit übertreffen. Die Riesengröße ist zugleich der Endpunkt, das Ausgehende der ganzen Entwicklung des fliegenden Reptils.

- a) *Nyctosaurus* (*Nyctodactylus*) ist ziemlich vollkommen bekannt, doch sind uns keine ganzen Skelette, wie z. B. im süddeutschen Lias-Schiefer oder in den tithonischen Kalkschiefern, überliefert sondern nur einzelne Teile. Bei den Pterodactylen war die Augenöffnung die größte Lücke; jetzt reduziert sie sich und die ihr vorgelagerte nasopräorbitale Lücke wird größer; die postorbitalen werden schmal. Der Schädel hat einen zarten, vogelähnlichen Knochenbau mit ver-

schwindenden Nähten, ist in einen langen, zahnlosen Schnabel mit Hornschutzplatten ausgezogen und hat rückwärts nur einen kleinen Parietalkamm. Auffallend ist die, im Vergleich zum Schädel geringe Größe des Rumpfes, die Verkürzung des starken Oberarmes, Verlängerung des Unterarmes und die außerordentliche Streckung des Metacarpus des Flugfingers, der viel länger als der Unterarm wird; gleichzeitig schwinden die Strahlen I—III der Mittelhand zunächst im oberen, proximalen Teile, ein Beweis, daß sie funktionslos zu werden beginnen. Andererseits aber verlängert sich das Pteroid, dessen schuhförmiges Basalstück im Handgelenk einlenkt. Dieses selbst besteht nur mehr aus zwei, anscheinend wenig beweglichen Knochenstücken, weil die Bewegungsachse am Ende des Unterarmes und nicht mehr im Handgelenk liegt. Der Flugfinger ist riesig gestreckt, sein erstes Glied ungefähr zweimal so lang wie Ulna-Radius, das vierte fast so lang wie dieses, so daß sich eine Gesamtflügelänge von ca. 80 cm errechnen läßt, was einer Spannweite von beinahe 2 m entspricht.

Die Halswirbel sind, entsprechend dem Schädel und der großen Kapazität der Vorderextremität, stark, mit kräftigem Dornfortsatze und zeigen die Eigentümlichkeit der Exapophysen am 3.—7. Wirbel. Diese stellen eine zweite Gelenkung am Wirbelunterrande dar, welche jener am Oberrand, den Zygapophysen, entgegenwirkt, also eine Bewegungseinschränkung, durch welche fast nur die vertikale Bewegung der Wirbel gegeneinander ermöglicht war. Drei Rumpfwirbel sind zum Notarium fest verschmolzen, an dem die Scapula artikuliert; sie sind erheblich kleiner als die Halswirbel, werden gegen das Becken zu immer kleiner und haben dann nur mehr ca. ein Drittel von der Länge jener; im auffallend kleinen Becken sind sechs Wirbel fest vereinigt.

Entsprechend dem Becken ist auch Bein und Fuß verkürzt und zart; der Unterschenkel ist fast zweimal so lang wie der Oberschenkel und zeigt eine mit der Tibia stark verwachsene Fibula; der Fuß hat vier Zehenstrahlen mit Krallen, der fünfte ist weitaus stärker reduziert als bei *Pterodactylus* und hat nur mehr einen kurzen Metatarsalstummel.

- b) *Pteranodon* Marsh (*Ornithostoma*) ist die Riesenform im Vergleiche zu *Nyctodactylus*, mit einigen Vervollkommnungen der Flugspezialisation. Der Kopf mit einer Maximallänge von ca. 2 m ähnelt ganz jenem der ersteren Gattung, ist aber in einen langen, ca. 85 cm langen Hinterhauptskamm ausgezogen, der vielleicht eine bestimmte

Funktion bei der Steuerung hatte. Auffallend ist die Versicherung der Wirbel untereinander in den einzelnen Abschnitten und nach jedem folgen einige freie Wirbel, welche nur eine beschränkte Bewegung der Abschnitte gegeneinander ermöglichen. Im Hals, der aus acht Wirbeln besteht, sind sechs mittels der Exapophysenvorrichtung untereinander fester verbunden; dann folgen die ganz kleinen vier ersten freien Rumpfwirbel von ca. ein Fünftel der Länge der Halswirbel und sodann acht zu einem massiven, mit Seiten und Deckleisten versehenen Notarium verwachsen, samt den acht zugehörigen Rippen. Die Dornfortsätze sind zu einem Mittelkamm verschmolzen, mit einer Pfanne, in welcher die Scapula einlenkt, wodurch die Oberarmartikulation höher hinauf rückt, dadurch erheblich freier wird und fast in die Körperachse zu liegen kommt. Da die verwachsenen Rippen keine Bewegungsmöglichkeit mehr für die Atmung zuließen, sind die knorpeligen Sternalrippen besser entwickelt. Dem Notarium folgen vier freie Wirbel, dann zehn, im Synsacrum fixierte.

Sonst ähnelt der Flugtypus betreffs der Extremitäten vollkommen jenem von *Nyctosaurus* (*Nyctodactylus*).

Betrachten wir nun die ganze Ordnung der *Pterodactyloidea* vom Gesichtspunkte der Fortbildung des Flugvermögens und vom Tithon bis in die Oberkreide in gleicher Weise wie wir früher die *Rhamphorhynchoidea* kritisch in ihrer Entwicklung verfolgt haben, dann finden wir folgendes:

Der Schädel überbaut sich immer stärker nach rückwärts und erlangt in der Oberkreide einen lang ausladenden Parietalkamm. Es ist klar, daß dieses Mehr an Knochenmasse irgendwie kompensiert werden muß und das geschieht durch Verfeinerung der Knochendecke, die papierdünn wird, daher einen entsprechenden Grad von Elastizität besessen haben muß. Die Schnauze wird allmählich zugespitzt, die Bezahnung, die schon im Tithon bei einzelnen Arten reduziert war (z. B. *Pt. longirostris*, *suevicus*), verschwindet in der Oberkreide ganz und an ihre Stelle tritt ein horniger Kieferschutz; die präorbitale Öffnung wird kleiner (*Pt. Kochi*, *suevicus*), ebenso die orbitale, welche bei *Pteranodon* und *Nyctosaurus* sogar kleiner als erstere wird, während einzelne Pterodactylen des Tithon das entgegengesetzte Verhältnis zeigten; auch die postorbitalen Lücken werden klein und schmal.

Die Zahl der Wirbel in den einzelnen Abschnitten der Wirbelsäule scheint sich zu erhöhen, weil der Hals nun neun lange Wirbel

besitzt, welche aber erst in der Kreide sich durch eine zweite Gelenkung untereinander fester verbinden (Exapophysen); 18—19 Wirbel treten im Rumpfe auf, von denen erst in der Kreide 3—8 im Notarium fixiert sind, hinter welchem die Rumpfwirbel immer kleiner werden; im Becken vereinigen sie sich bis zu 10 im Synsacrum, also die gleiche Zahl, die schon im Tithon auftreten konnte (*Pt. dubius*). Die Auffassung liegt nahe, daß die Zahl der Hals-, Rumpf- und Sacralwirbel aus der Caudalregion aufgenommen und gegen *Rhamphorhynchus* vermehrt worden sind.

In der Schulterregion tritt erst in der Kreide die oben erwähnte Fixierung einzelner Wirbel untereinander auf, wodurch die Gelenkung der Schulter verschoben wird; früher lediglich in der Gelenkpfanne zwischen Coracoid und Scapula, jetzt nicht nur da allein, sondern noch in einer zweiten Pfanne, welche sich für die Bewegung des Scapularendes in der Körperachse, und zwar in der Supraneuralplatte, den zu einer Platte verschmolzenen Dornfortsätzen, ausbildet. Hierdurch wird die Beweglichkeit der Vorderextremität, weil zweigelenkig, erhöht und, weil in die Körperachse verlegt und über den Rumpf gehoben, freier für die Rotation ausgebildet. Daß diese Umänderung durch die Lebensweise als Segler veranlaßt ist, ergibt sich von selbst.

In der Vorderextremität verlängert sich, im Vergleich zu den Rhamphorhynchen, der Unterarm gegen den Oberarm schon im Tithon, noch mehr aber in der Kreide, wo er fast die doppelte Länge desselben erlangt. Einmal, bei *Ornithodesmus* in der Unterkreide wird sogar der Radius distal reduziert, so daß er nicht mehr an der Carpalgelenkung Teil haben kann, was wir sonst erst bei den Pterosauriern der Oberkreide als allgemeine Regel finden. Die Handwurzel bestand im Tithon aus drei Knöchelchen, welche in der Oberkreide sich auf zwei, anscheinend unbeweglich gegeneinander gestellte Stücke reduzieren, so daß die Gelenkung statt im Carpalgelenk nun am Ende des Unterarmes stattfindet, wo eine große Gelenkrolle ausgebildet wird (*Pteranodon*).

Die Metacarpalknochen verlängern sich; in der Oberkreide hat der Metacarpus des Flugfingers eine Länge erreicht, welche jener von Ober- und Unterarm annähernd entspricht. Andererseits reduzieren sich die Metacarpalia der Krallenfinger I—III in der Proximalpartie zu dünnen, zum Teil verkürzten Knochenstäben und scheinen nur mehr sehnig entwickelt gewesen zu sein (Williston 1903, Fig. 2, Eaton 1910, Taf. XXIII). Das Pteroid hat durch zweigliedrige Ausbildung besondere Beweglichkeit erlangt. Die Flügel haben in der Oberkreide gewaltige Spannweite, deren Maximum von F. A. Lucas mit 6,20 m, von Matthew

mit mehr als 9 m angegeben wird; nach den mir zugänglichen Maßangaben kann ich nicht mehr als 5 m annehmen.

Das Bein hat ungefähr die Länge des Armes, doch während dessen Elemente sehr kräftig gebaut waren, sind jene der Hinterextremität zart und zur Fortbewegung absolut ungeeignet. Im Unterschenkel sind im Tithon noch beide Knochen, Tibia und Fibula, voll ausgebildet, in der Oberkreide ist letztere distal reduziert, verschmilzt mit dem Tibiaschaft und hat weder proximal noch distal mehr Anteil an der Gelenkfläche. Die Fußwurzel besteht im Tithon noch aus vier Tarsalien, in der Kreide hingegen verschmelzen die proximalen mit der Tibia zu einem Tibiotarsus, eine Ausbildung, welche wir im Lauffuß bei den Vögeln finden. Es ist nur eine Analogie, denn zu einem Lauffuße war die Hinterextremität, wie gesagt, zu schwach und bei *Pteranodon* sollte hiermit nur eine Streckung für die Spannung der Flughaut erzielt werden. Auch im Fuße gehen im Laufe der Entwicklung nennenswerte Abänderungen vor sich. Die Zehe V ist im Vergleiche zu den Rhamphorhynchen, bei denen sie eigens für das Spannen der Flughaut adaptiert war und deshalb auch keine Klaue trug, stark verkürzt, indem sie das vorderste Glied verloren hat, somit nur mehr ein kurzes Phalangenglied hat; der zugehörige Metatarsus ist fast auf ein Viertel der Länge der anderen verkürzt (*Pt. Kochi* Wagl. bei Zittel 1882, Taf. XIII, Fig. 1, *Pt. elegans* Wagn. *ibid.*, Fig. 3). In der Oberkreide geht die Verkürzung weiter und ergreift nicht nur den V., sondern noch den IV. und III. Strahl. Ersterer hat überhaupt jedes Phalangenglied verloren, der Metatarsus ist noch mehr verkürzt und aus der Fußwurzel hinausgedrängt, während IV sogar zwei, III nur ein Zehenglied zu einem Würfel verkürzt hat. Bei Betrachtung dieser Reduktionen verliert die Annahme, der Fuß hätte eine nennenswerte lokomotorische Funktion zu erfüllen gehabt, jeden Boden und wir stehen der Frage gegenüber, wie hat das Tier sich beim unbedingt nötigen zeitweisen Aufenthalt auf dem Erdboden fortbewegt und wie von dort wieder erhoben?

## 2. Erwerb des Flugvermögens

Die Literatur über diese Frage ist außerordentlich groß und fast jeder Autor, welcher über Pterosaurier geschrieben hat, behandelte auch dieses Thema in irgend einer Form. Ebenso haben sich viele Zoologen von ihrem Standpunkte aus mit dieser Frage beschäftigt, die überdies in Geschichte, Sage, Religion und Dichtung in der Form von geflügelten Tieren, Menschen und Gottheiten eine bedeutsame Rolle spielt.

Überhaupt ist die Menge der fliegenden Tiere größer, als man von vornherein glauben würde, und Döderlein (1901) hat nachgewiesen, daß rund 75 % aller Landbewohner Fluginsekten seien, zu denen natürlich die Arthropoden die größte Menge beistellen. Sie besitzen auch die vollendetsten Flieger insofern, als bei allen Andern der Erwerb des Flugvermögens mit dem Verlust, resp. der Umbildung eines Extremitätenpaares zum Fluginstrument verbunden ist, während es bei Ersteren als Neubildung auf der Dorsalseite erscheint, welche die Extremitätenzahl der Ventralseite unverändert läßt. Dabei ist das auch heute noch existierende, primitive Stadium jenes, in welchem die Flügel noch deckenlos steif und unfaltbar sind (Carbon bis heute, z. B. Libelle), während das höhere die Ausbildung von faltbaren Flügeln mit Deckstücken zeigt. Wir sehen also eine effektive Vervollkommnung deshalb, weil sowohl fast der ganze Nahrungserwerb, sowie auch die Lokomotion ohne Inanspruchnahme der Flügel erfolgen kann, welche nur für besonderen Bedarf zur Verfügung stehen.

Vom Carbon an treten, wie gesagt, fliegende Insekten auf; fliegende Wirbeltiere kennen wir erst aus der Mitteltrias und zwar den ältesten Flugsaurier *Tribelesodon longobardicus* Bass. von Besano<sup>1)</sup>, sowie aus dem germanischen oberen Muschelkalke (Stolley 1920) die Flugfische

*Dollopterus brunsvicensis* Stolley,  
 „ *subserratus* Stolley,  
 „ *volitans* Comptes sp.

und von der Basis der marinen Obertrias

*Thoracopecterus Niederristi* Br.  
*Gigantopterus Telleri* Abel,

deren Nachweis wir Abel (1906) verdanken. Von der Mitteltrias an hat die Entwicklung fliegender Wirbeltiere sich vollzogen. In Jura und Kreide findet die Hauptentwicklung der fliegenden Reptilien statt; im Tithon wurde der älteste Federflieger, der „Urvogel“ *Archaeopteryx* gefunden, welchem in der Oberkreide zwei altertümliche Vogeltypen folgen, die sogenannten *Odontornithes* Marsh (*Hesperornis* und *Ichthyornis*) mit Zähnen in den Kiefern, ausgenommen in der Prämaxille, welche dafür Hornschutz trug. Erst im Tertiär sind, vielleicht durch die Erhaltungsmöglichkeit bedingt, Vorgänger unserer heutigen Vogelfauna, ferner Fledermäuse usw. gefunden worden.

Daß die fliegenden Wirbeltiere untereinander in engerer genetischer Beziehung standen, ist natürlich ausgeschlossen; es sind Anpassungs-

<sup>1)</sup> Siehe oben.

erscheinungen an die, jeweils günstigsten, Lebensbedingungen, die unabhängig voneinander bei den einzelnen Gruppen in verschiedenen Zeiten und in verschieden hohem Grade erlangt wurden. Soweit möchte ich aber unter gar keiner Bedingung gehen wie Abel (1912, S. 321), der annahm, daß die beiden Flugsauriergruppen, Rhamphorhynchiden und Pterodactyliden, nicht eine systematische Einheit höherer Ordnung bilden, sondern selber als solche aufzufassen seien, weshalb er (1920, S. 554ff.) beide als getrennte Ordnungen „*Rhamphorhynchoidea*“ und „*Pterodactyloidea*“ nebeneinander stellt. Dabei wird in rein formeller Beziehung übersehen, daß beide Bezeichnungen von Plieninger (1907) zum ersten Male als „Unterordnungen“ seiner Pterosaurier verwendet werden. Daß beide Gruppen sich nicht gleichzeitig und divergent aus einer Wurzel entwickelten, wissen wir schon lange; ob sie aber aus zwei verschiedenen Wurzeln hervorgegangen seien, ist keineswegs klar zu sehen, vielmehr ergibt sich aus vergleichenden Studien, daß der ältere Zweig (Rhamphorhynchiden) im Tithon schon einen höheren Specialisationsgrad erreicht hatte wie der erst später vom Reptilhauptstamm abgespaltene jüngere Zweig (Pterodactyliden), dessen Flugvermögen zu derselben Zeit, in welcher die ältere Gruppe schon schlanke Drachenflügel besaß, noch geringer und unbeholfener war. Erstere Gruppe entwickelte schon im Oberlias in *Campylognathus* einen Flieger von derart hochgradiger Vollendung, wie sie sonst erst im Tithon bei *Rhamphorhynchus* herrschend werden, neben denen aber auch dann noch unbeholfenere, kurzflügeligere Typen wie *Scaphognathus* auftreten. Deshalb können wir auch Abels Auffassung nicht teilen, daß die Rhamphorhynchen Drachen-, die Pterodactylen Flatterflieger waren, welche erst in der Oberkreide ebenfalls zu Drachenfliegern wurden oder, moderner ausgedrückt: letztere waren erst passive und wurden sekundär zu aktiven Fliegern.

Wir können, wenn wir genügend ins Detail gehen, aus der Anpassungshöhe des Skelettbaues vollkommen klar das oben angeführte Resultat gewinnen und Zufälligkeiten des Erhaltungszustandes, wie z. B. die Phalangenlage bei *Pt. spectabilis*<sup>1)</sup> geben lediglich Stoff für schöne, trügerische Hypothesen.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Fallschirmtiere unserer heutigen Fauna besonders spezialisierte Verwandte von Klettertieren sind, und deshalb hat Döderlein (a. a. O.) die Ansicht ausgesprochen, daß die Vorläufer der Flugsaurier ebenfalls Baumkletterer waren und

---

<sup>1)</sup> Vgl. Abel a. a. O.

Fallschirmtiere, deren Hautduplikatur zwischen Handwurzel, Körperflanke und Fuß ausgespannt war, während die freien Finger Klauen trugen, die zum Anhaken dienten. Die Hinterextremität bei den rezenten Fallschirmtieren ist auffallend lang und kräftig im Vergleich zur verkürzten Vorderextremität; erstere ist daher zum Absprung von oben wohl geeignet, letztere hat den Fallschirm zu entfalten, welcher den Gleitsprung verlängert, und den Körper am Ziel, z. B. an einem Ast, wieder aufzufangen.

Hinweise auf dieselbe Vorstufe finden wir auch bei den Vögeln; einmal deshalb weil auch *Archaeopteryx* Krallen besitzt, dann aber weil

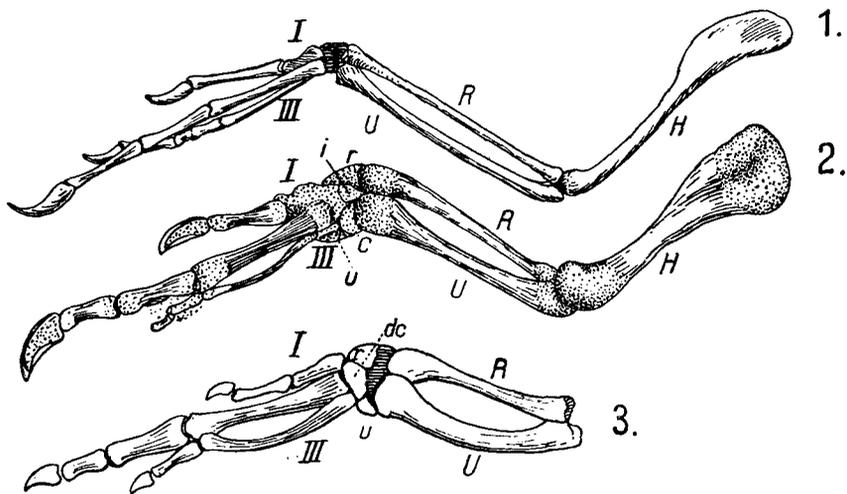


Fig. 11. Linke Vorderextremität von 1. *Archaeopteryx*, Tithon; 2. Jugendstadium von *Opisthocomus cristatus*; 3. dasselbe von *Struthio camelus* (nach Heilmann und W. K. Parker).

sie teils im embryonalen, teils im Jugendstadium auch bei echten Vögeln sichtbar sind und Verwendung finden (Strauß, Hoazin).

Bei Fürbringer (1900, S. 664) finden wir hingegen eine andere Ableitung der Flugsaurier, und zwar von bipeden Dinosauriern, welche im Vergleich zu den quadrupeden erst das Stadium der Körperaufrichtung durchmachen mußten, dann erst änderten Fuß und später auch die Hand von der Normalform ab.

Wenden wir die Auffassung Döderleins auf die Flugsaurier an, dann müssen wir der Ansicht Nopesas (1907) beipflichten, der den triadischen *Tribelesodon* wegen des *Galeopithecus*-ähnlichen Längenverhältnisses zwischen Vorder- und Hinterextremität als Fallschirmtier

deutete. Wegen der langen Hinterextremität gehört aber auch der unterliassische *Dimorphodon* noch nicht zu den fertigen Fliegern, so daß wir daraus folgern müssen, daß diese ältesten Flugsaurier noch deutliche Merkmale des Fallschirmstadiums besitzen. Später wurde rasch die Vorderextremität zum Flügelträger umgebildet und auf Kosten des Beines vergrößert; im Oberlias ist diese Umbildung schon beendet und in Funktion; die Hinterextremität wird aber weiter verkürzt und abgeschwächt, ist schließlich zur Lokomotion auf dem Erdboden kaum mehr geeignet und dient nur mehr als Behelf für die Flugtätigkeit, z. B. bei *Pteranodon* zum Spannen und Schließen der Flughaut. Im Tithon treten allerdings gleichzeitig nebeneinander Pterodactylen mit kräftigeren und schwächeren Hinterextremitäten auf. Es wurden also rasch die passiven zu aktiven Fliegern.

Es ist interessant zu beobachten, wie weit unter letzteren, z. B. zwischen Flugsauriern und Fledermäusen sich Analogien ausbilden können; jene zwischen Flugsauriern und Vögeln werden wir später besprechen und folgen bei ersteren Hilzheimer (1913, S. 625).

Bei den Chiropteren ist die Flughaut zwischen vier Fingerstrahlen gespannt und an Körperflanke und Hinterextremität herunterlaufend; zum Anhaken dienen vorn 1—2 Finger, hinten alle Zehen. Bei Pterosauriern dagegen trägt nur ein Finger die Flughaut;

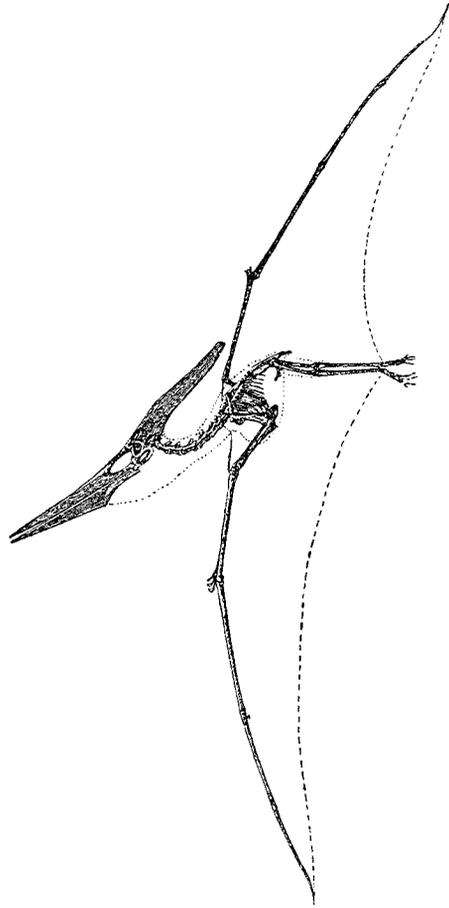


Fig. 12. *Pteranodon* im Fluge. Die Hinterextremitäten dienen in ihrer Haltung als Ersatz des Steuerschwanzes (nach Abel 1916).

vorn waren drei, hinten vier Zehen zum Anhängen adaptiert; bei sonst gleichartigem Verlaufe der Flugfläche. Außerdem kommen hier wie dort Verwachsungen im Knochenbau der Schulterregion vor, welche das gemeinsame Ziel haben, dem ganzen vorderen Muskelkomplexe für die Flügel kräftige, solide Ansatzstellen zu schaffen. Deshalb stellen sich nicht nur im Schultergürtel allein, sondern auch in den vorderen Rumpfwirbeln, den ersten Rippen und in ihrer Verbindung teils mit jenen, teils mit dem Sternum Verwachsungen ein, die wir in diesem Ausmaße gleichartig sowohl bei der einen wie bei der anderen Fliegergruppe finden.

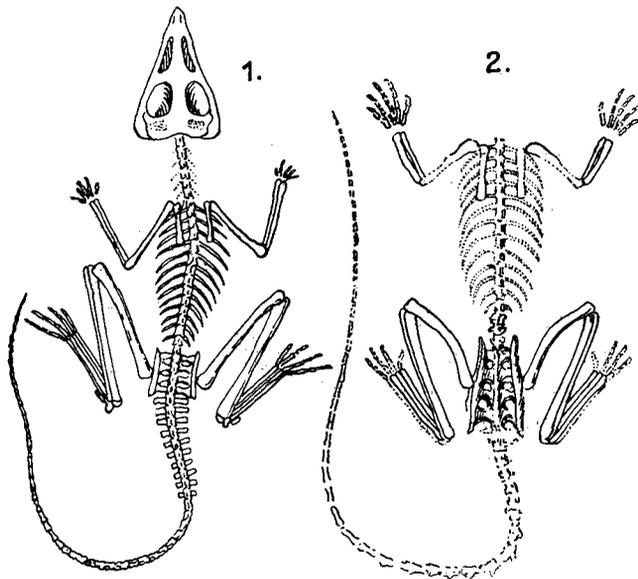


Fig. 13. *Scleromochlus Taylori* A. S. Woodw. (1.) und *Saltopus Elginensis* v. Huene; mittlere und Obertrias von Schottland (nach Woodward und Heilmann).

Es ist klar, daß alle, das trockene Land bewohnende Tierformen nur unter besonders günstigen Verhältnissen fossil erhalten bleiben konnten. In diesem Falle befanden sich die Ahnen der Pterosaurier; dennoch sind uns aus der kontinentalen Mittel- und Obertrias der Nordhemisphäre einzelne Formen überliefert worden, die als Vertreter dieser Gruppe aufgefaßt werden können. Es sind dies die panzerlosen Typen der Pseudosuchier (*Scleromochlus*), resp. gehören, enger umgrenzt, in die Gruppe der *Saurischia* und sind die triadischen *Coelurosauria* (im Sinne von Huene 1914), z. B.:

*Scleromochlus Taylori*, *Saltopus Elginensis*,  
*Podokesaurus Holyokensis* u. a.

Es sind leichtgebaute Formen mit kurzer Vorderextremität und relativ langem Unterarm, mit langer kräftiger Hinterextremität, flacher Sohle und fünfstrahligem Fuß, mit zartem Wirbelbau und langem, aus verlängerten Wirbeln gebildetem Schwanze. Sie zeichnen sich durch den Besitz langer Pubes aus, die bei einzelnen Formen, z. B. *Podokesaurus* (vgl. Huene a. a. O. Taf. VI) besonders lang und mit knopfartiger Verdickung am Ende entwickelt sind. Sie dienten vielleicht zur Stütze für eine Hauttasche, ähnlich dem Beutel der Marsupialier, der in analoger Weise auch bei einzelnen Fledermäusen zum Schutze für die tieferen Entwicklungsstadien der Jungen auftritt (Hilzheimer a. a. O., S. 627).

Derartig gebaute Formen lassen sich biologisch als Fallschirmtiere deuten, denn Steppenbewohner, Läufer konnten sie aus osteologischen Gründen nicht gewesen sein, folglich waren sie wohl zweifellos Baumkletterer; das beweist die starke Hinterextremität und die breite Entwicklung des Greiffußes. Sie waren vielleicht semiplantigrad, welche den Metatarsus zur zeitweiligen Erhöhung der Hinterextremität verwenden konnten, während die spornähnliche Form des Calcaneus, die wir sowohl bei Sohlengängern wie Läufern und Springern finden, für die Aktion der Strecksehne diente; die erste Zehe war vielleicht opponierbar. Die kurze, zartere Vorderextremität mit schmäler, fünffingeriger Hand diente dann sowohl zum zielsicheren Ergreifen der Beute wie zum Auffangen im Sprunge.

Wie oben erwähnt, kann die unterliasische Form *Dimorphodon* noch nicht als fertiger Flieger aufgefaßt werden, wohl aber finden wir im Oberlias schon fertige Drachenflieger. Der Übergang vom passiven zum aktiven Fluge erfolgt durch die Vervollkommnung der Flugrichtung. Die Hinterextremität ist vom Oberlias an schwächer und schwächer geworden, folglich hat die Vorderextremität die Haupttätigkeit bei Abflug und Flug übernommen. Das gilt für die Rhamphorhynchen ebenso wie für die Pterodactylen.

Ähnliche Habitusbilder und Rekonstruktionen, wie sie z. B. Hawkins (1840) komponiert hatte, der die Pterosaurier als Aasfresser und

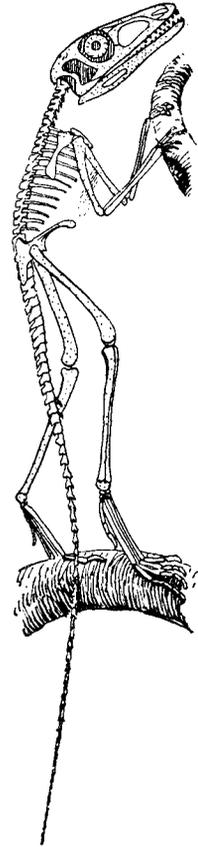


Fig. 14. *Scleromochlus Taylori* A. S. Woodw. Mitteltrias von Elgin (nach Heilmann und v. Huene).

entenartig gehend abbildete, oder Seeley (1901), der 60 Jahre später sie sogar auf den Vorderbeinen kriechen und hüpfen ließ, gehören natürlich zu den biologischen Unmöglichkeiten. Ja selbst Matthew (1916) konnte sich noch immer nicht von der Seeleyschen Auffassung losmachen, denn auch bei ihm benützte *Pteranodon* die Vorderextremität zum Kriechen und die rückwärtige zum Absprunge. Man stelle sich *Pteranodon* mit einer Spannweite von 9 m vor! Und diese Riesenflügel trug

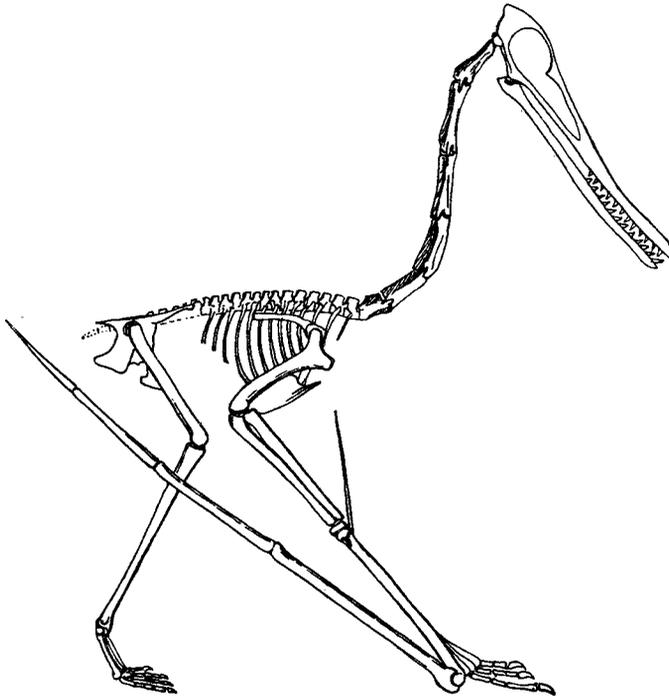


Fig. 15. Habitusbild von *Pterodactylus longicollum* Meyer  
(= *Cycnorhamphus Fraasi*); nach Seeley.

ein kleiner, kurzer Körper mit auffallend schwachen Hinterbeinen von ca. 80 cm Länge. Die einzig denkbare Rekonstruktion stellt *Pteranodon* im Fluge dar, wie sie schon Goldfuß (1831) gegeben hatte und an welche sich noch Williston (1914, Fig. 33) stark anlehnt.

Wie sich freilich ein derart langflügeliger Pterosaurier auf dem Festlande bewegt haben kann, wenn auch nur stellen- und zeitweise, z. B. bei der Eiablage, ist uns vorerst noch ein Rätsel; der Abflug fand wohl, so wie bei Libellen, von einem erhöhten Punkte aus statt, zu

welchem das Tier sich fledermausartig hinaufzog, sich dann fallen ließ und die Flügel entfaltete. Ein horizontales Kriechen war *Pteranodon* auf festem Lande höchstwahrscheinlich unmöglich.

Bei dem von mir beschriebenen *Dorygnathus*-Exemplare des Wiener naturhistorischen Museums ließ sich klar beobachten, daß beim erwachsenen Individuum die Flugfingerphalangen an den Enden, und zwar an der Unterseite eine knochige Verstärkung gegen ein Überbiegen, resp. Abknicken des Flügels besaßen. In kaudaler Richtung konnte er also nicht zusammengelegt werden, dagegen war dies in entgegengesetzter Richtung wegen der nach vorne-oben abgerundeten Form denkbar. Weil aber an den Phalangenenden keine Gelenke ausgebildet waren, deshalb geschah eine Faltung wohl nur selten und in beschränkter Weise. Bei jungen Individuen, von denen uns zufällig mehrere *Pterodactylen* erhalten geblieben sind, finden wir die Phalangenenden nicht geradlinig begrenzt, sondern gerundet; bei alten Individuen derselben Gruppe ist jedoch eine mehr geradlinige Begrenzung hier ebenso zu finden wie bei den *Rhamphorhynchen*. Bei beiden Pterosaurierreihen ist also die Faltungsmöglichkeit des Flügels in den Fingergelenken nur äußerst beschränkt gewesen.

Vergleichen wir in bezug auf die oben erwähnte, angebliche Flugform die Rumpf- zur Flugfingerlänge bei beiden Pterosaurierreihen, dann finden wir allerdings, daß letztere bei den jurassischen *Pterodactylen* geringer ist als bei den gleichalten *Rhamphorhynchen*, aber wir finden auch, daß dieser Längendefekt durch einen längeren Metacarpus und Unterarm ausgeglichen wird, wodurch schließlich ein fast gleichartiger Flügel entstand, welcher daher auch gleichartig gewirkt haben muß, so daß bei beiden Gruppen ein Drachen- oder Gleitflug ermöglicht war. Wir brauchen also die Hypothese gar nicht, daß die *Pteranodonten*, welche Drachenflieger in größter Vollendung, ähnlich wie die Sturmvögel, waren und gewissermaßen das Tier gewordene Flugprinzip des Eindeckers darstellten, es erst auf sekundärem Wege geworden seien. Wir sehen nichts anderes als normale Fortbildung der veranlagten Fähigkeiten. Deshalb sollen aber verschiedene Grade der Flugfähigkeit unter den *Pterodactylen* natürlich ebenso wenig bestritten werden, wie wir sie oben unter den *Rhamphorhynchen* (z. B. *Campylognathus*, *Dorygnathus*) besonders hervorgehoben haben.

Wie sich aber die *Pterodactylen* durch Verwendung der Hinterextremität allmählich einen vollwertigen Ersatz für den verlorenen Steuerschwanz geschaffen haben, das hat Abel (1916) überzeugend für *Pteranodon* nachgewiesen (vgl. Fig. 12).

Hiermit glauben wir die Frage der Entwicklung der Flugfähigkeit beim Pterosaurierzweige unter Verwertung des Analogieschlusses so weit geführt zu haben, als es der heutige Stand unserer Kenntnisse erlaubt, und werfen noch einen Blick auf dieselbe Entwicklung bei den Vögeln, die in ihrer Wurzel ja gleichfalls auf den Reptilstamm zurückgehen.

Die Vögel sind „Federflieger“ im Gegensatz zu den eben besprochenen „Hautfliegern“ (Branca (1908); ihre älteste Form, der „Urvogel“ *Archaeopteryx*, tritt im Tithon auf und muß primitivere Vorläufer gehabt haben. Hals und Rumpf bei ihm sind kürzer als der Schwanz; Arm und Bein sind ungefähr von gleicher Länge, doch wird letzteres durch den Metatarsus verlängert; drei Finger und vier Zehen tragen Klauen; Federn bedecken den Leib, am Arm und Beinsaum treten lange Schwung- und kürzere Deckfedern auf und an jedem Schwanzwirbel je zwei Paar lange Schwanzfedern. Es erfolgt also der Ansatz des Flugmittels in derselben Körperregion bei beiden Fliegergruppen und z. B. bei jungen Tauben verläuft ebenfalls hier der erste Ansatz der Schwungfedern (vgl. Lucas 1916, S. 7). Aus dieser Analogie schloß er, daß im Vor-*Archaeopteryx*-Stadium an Bein und Arm ein aus Schwungfedern gebildeter Flugapparat nebst Steuerschwanz, ähnlich wie bei *Archaeopteryx* auftrat und die hypothetische Form, welche dieses Stadium repräsentierte, nennt Lucas „*Tetrapteryx*“, der somit vortithonisches Alter gehabt haben muß.

Es erscheint mir recht fraglich, ob wir den *Tetrapteryx* in dieser Form annehmen dürfen. Der Flugtypus ist dem Fallschirmstadium nachgebildet, doch ist die eine Tragfläche in zwei kleinere Teile zerfallen, die beide zusammengenommen bedeutend kleiner sind als früher die eine Fallschirmfläche; sie konnten daher wohl kaum den Körper abwärts schwebend erhalten. Außerdem sind die beiden Extremitätenpaare zu gleich an Länge, was ihren bestimmten Funktionen nicht entsprechen haben kann; der Schwanz endlich ähnelt zu sehr jenem von *Archaeopteryx*.

Auf das *Archaeopteryx*-Stadium folgen erst in der Oberkreide die *Odontornithes*: *Hesperornis* und *Ichthyornis*, zwei altertümliche Vogeltypen, von denen der erstere schon wieder die Vorderextremität und Flugfähigkeit verloren, dafür aber hochgradige Schwimffähigkeit erworben hat. Ein Fliegen im anderen Elemente! Die letztere Form ist sicher ein guter Flieger gewesen, nur wissen wir über die Befiederung nichts. Die Hinterextremität besitzt in *Archaeopteryx* ähnlicher Weise vier Zehen. Eine ist reduziert, eine nach hinten und drei nach vorne gerichtet, von denen die äußere die größte ist. Der Schwanz ist stark

reduziert, der Schädel auffallend groß, mit Zähnen in den Kiefern mit Ausnahme der Prämaxille, welche Hornschutz trug.

Zwischen dem Archaeopteryx-Stadium und jenem des Ichthyornis, dessen Flugfähigkeit auf denselben Prinzipien basierte wie bei unseren rezenten Vögeln, klafft eine weite Lücke, welche Lucas mit einer Zwischenform gefüllt hat, die man *Dyopteryx* nennen könnte: sie hat im Vergleich zu Archaeopteryx vergrößerte Flügel und verkleinerte Hinterextremität und Schwanz.

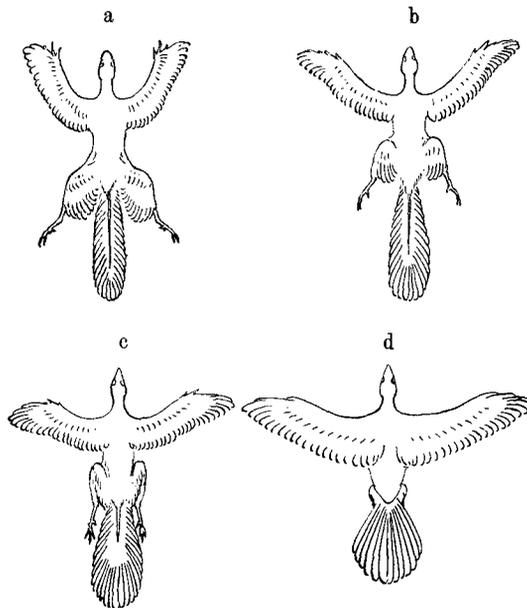


Fig. 16. Die Entwicklung des Vogelstadiums (nach F. A. Lucas).  
a *Tetrapteryx*, b *Archaeopteryx*, c *Dyopteryx*, d *Ornis*.

Andere Wege hat Nopcsa eingeschlagen, um die Entwicklung des Flugstadiums der Vögel zu erklären, und vermutete eine Vorstufe des Archaeopteryx-Stadiums in einem „*Running Proavis*“. Sie sollen Läufer vom Dinosauriertypus gewesen sein, mit ziemlich kurzer Vorderextremität, die einen deutlichen, mit Schuppen besetzten Hautsaum besaß; sie hätten, meint Nopcsa, durch Bewegungen mit den Armen erst den Lauf unterstützt, dann hätte der Schuppensaum längere Sprünge ermöglicht und schließlich, bei weiterer Ausbildung der Armflächen, wäre aus dem Sprunge der Aufflug ermöglicht worden.

Wie oben gegen den *Tetrapteryx* läßt sich auch hier eine ganze Anzahl Einwände gegen den *Proavis* vorbringen. *Archaeopteryx* als

direkter Nachkomme des *Proavis* hat keinen Lauffuß mehr und wir müßten daher folgende Stadien annehmen:

1. eine Reduktion des normalen Reptilfußes auf das Läuferstadium (*Proavis*) mit drei Zehen und zum „Lauf“ verschmolzenen Tarsus + Metatarsus;
2. eine Regeneration des Fußes im *Archaeopteryx*-Stadium auf vier Zehen mit getrennten Metatarsalien;
3. eine abermalige Reduktion im *Odontornithes*-Stadium mit verschmolzenen Metatarsalien usw.

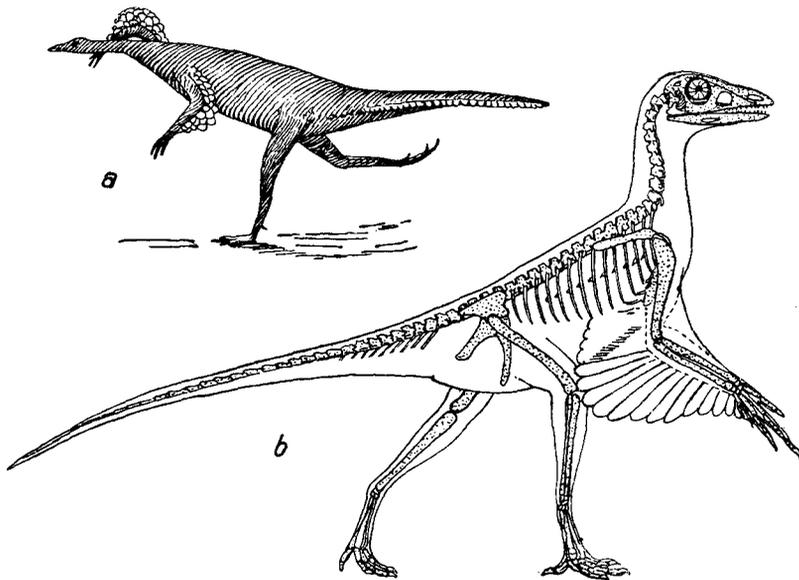


Fig. 17. „Running Proavis“. a nach Nopcsa, b nach Heilmann.

und muten damit der Vogelreihe etwas viel zu. Mit kleinen Vorderextremitäten, geringer Bewegungsgeschwindigkeit und zur Flugunterstützung absolut ungenügendem Schuppensaum läßt sich kein nennenswerter Flugeffekt erdenken. Deshalb hat Heilmann mit feinem künstlerischen Verständnis seinen *Proavis* mit einigen Schwungfedern am Arme ausgestattet, um ihm wenigstens die physische Möglichkeit zu geben, einen „Sprungflug“ auszuführen. Noch immer besteht aber das Unvermögen fort, sich von unten nach oben zum Fluge aufzuschwingen. Es gibt überhaupt keinen Zwei- oder Vierfüßler, der aus dem Sprunge in Flug übergehen könnte. Ist nämlich das Sprungvermögen groß, dann muß die Flugvorrichtung wegen des Luftwiderstandes klein sein; ist

aber letztere groß, dann wird, dem Kompensationsgesetze nach, ersteres klein; ist es klein, dann kann das Sprungvermögen weder den Luftwiderstand der großen Tragflächen überwinden, noch den Körper derartig heben, daß die Flügel in Aktion treten könnten usw.

Die Heuschrecke mit ihrem riesigen Sprungvermögen kann aus dem Sprunge in Flug übergehen, denn ihre Flügel sind ja ein Neuerwerb und auf dem Rücken derart gefaltet, daß sie keinen Luftwiderstand verursachen, erst im Sprung wird die Tragfläche ausgebreitet und dadurch kann das Tier aus ihm in den Schwirrflug übergehen.

Deshalb lehnen wir den „Running Proavis“ ab.

### 3. Nahrung, Atmung, Körpertemperatur, Absterben.

Alle diese Punkte hängen auf das innigste miteinander zusammen, weil biologische, physiologische und osteologische Eigentümlichkeiten stets in enger Wechselbeziehung zueinander stehen.

Die früher allgemein verbreitete Ansicht war, daß die Pterosaurier sich von Insekten nährten; später glaubte man, in ihnen ausgesprochene Fischfresser sehen zu müssen. Wie so oft, liegt auch hier die Wahrheit in der Mitte, indem sie gewiß beides waren, insectivor und piscivor. Wir kennen ganz kleine Pterodactylen von kaum Spatzengröße, Riesenformen und alle möglichen Übergangsgrößen. Im allgemeinen waren die Pterosaurier aber von mittlerer, sagen wir Krähengröße. Daß die kleinen Arten, die wohl zumeist als Jugendformen größerer Individuen zu betrachten sind, eine andere Nahrung fangen mußten als die Riesenformen, ist klar. Erstere nährten sich wohl vorwiegend von Insekten, eventuell, wenn sie sich über die ruhige Lagune wagten, von Laich und Fischbrut, letztere wohl ausschließlich von Fischen. Ob zur oberen Kreidezeit ebenfalls so große Insekten lebten wie im Tithon, die eine recht gehaltreiche Nahrung lieferten, wissen wir nicht, aber es wäre möglich.

Kiefer und Gebißform sind im allgemeinen nach demselben Typus gebaut: vorn stärkere, nach vorn oder seitwärts gestellte, leicht gekrümmte Zähne zum Fangen und Festhalten der Beute, welche kleinere, rückwärtige Zähne zu verkleinern begannen, also ein Raub- oder Fanggebiß. Doch sehen wir, daß die Kiefer in Einzelheiten voneinander abweichen und zwar können wir vier verschiedene Typen unterscheiden.

Der erste, repräsentiert durch *Dimorphodon* (Unterlias), eventuell auch durch *Tribelesodon* (Trias), zeigt vorn in beiden Kiefern starke, kegelförmige Zähne, rückwärts kleinere; ähnliches sehen wir bei den Pterodactylen (Tithon), doch ist der hintere Teil der Kiefer, besonders im Unterkiefer, zahnlos. Wir müssen, geleitet durch die sonderbar aus-

geschnittene Form der Unterkante des Unterkiefers, einen langen Kehlsack annehmen, in welchen die Nahrung hinuntergewürgt wurde. Hierher ist auch die Kreideform *Ornithodesmus*<sup>1)</sup> zu zählen.

Der zweite Typus zeigt ähnliche Zahnstellung im Oberkiefer, aber eine freie Spitze im Unterkiefer und ist sowohl im Oberlias bei *Campylognathus* und *Dorygnathus* wie im Tithon bei *Scaphognathus* oder *Rhamphorhynchus longiceps* A. S. Woodw. zu finden.

Beim dritten Typus wird auch die Oberkieferspitze zahnlos und durch Abwärtsbeugung des Unterkiefers bereitet sich jene Kieferform vor, die wir am besten bei den Rhamphorhynchen des Tithon, bei

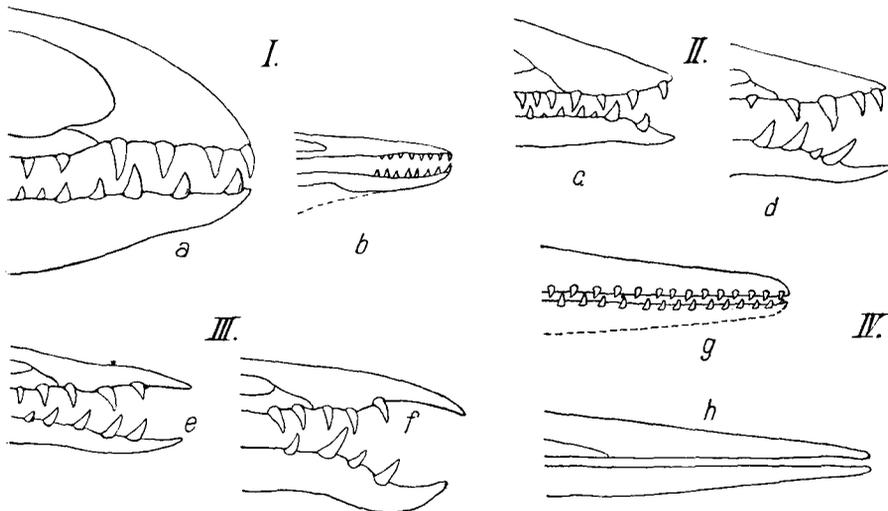


Fig. 18. a *Dimorphodon*, b *Pterodactylus*, c *Campylognathus*, d *Dorygnathus*, e *Rhamphorhynchus Gemmingi*, f *Rh. Kokeni*, g *Ornithocheirus*, h *Nyctosaurus* (verkleinert).

*Rh. Gemmingi*, *Kokeni* usw. finden, bei denen die Zähne immer mehr rechenartig nach außen gestellt werden.

Der vierte Typus besitzt zahnlose Kiefer mit einer Hornschneide und ziemlich scharfer Spitze, z. B. *Nyctosaurus*, *Pteranodon* und als Vorstufe sind wohl die langen, schmalen Kiefer von *Ornithocheirus*<sup>2)</sup> mit reduzierten, nach auswärts gedrängten und klein gewordenen Zähnen aufzufassen.

Den verschiedenen Kieferformen entsprach gewiß auch eine wechselnde Fangmethode, die, wie man sieht, sich zeitlich unabhängig aus-

<sup>1)</sup> Vgl. Hooley, Taf. 27.

<sup>2)</sup> Owen, Foss. Reptil cretac. form. T. 28.

bildete, denn wir sehen mehr weniger die gleiche Kieferform und Be-zahnungsart sowohl in den ältesten Pterosaurier führenden Niveaus wie im Oberjura und in der Kreide.

Die Pterosaurier lebten teils in der Uferregion, teils auf dem Wasser, denn wir finden ihre Reste zusammen mit marinen Formen teils der Küstenregion, teils des hohen Meeres. Bloß der große Segler der Kansaskreide, *Pteranodon*, konnte nur auf der Hochsee leben, denn seine riesigen Schwingen benötigten freien Raum zur Entfaltung. Da-gegen war die zweite Form *Nyctosaurus* viel kleiner, mit einer Schädel-länge von nur 30 cm und lebte gewiß in größerer Landnähe. Wie der dritte Typus fischte, dafür hat Abel (1912, S. 538) anscheinend einen guten Vergleichstypus in der Fangweise von *Rhynchops nigra* ausfindig gemacht, von dem Darwin schildert, daß er mit herabhängendem Unter-kiefer, knapp über dem Wasserspiegel streichend, Fische aufwirft und hinunterschlingt; allerdings hat er einen längeren Unterkiefer, als *Rhamphorhynchus* besaß. Der vierte Typus endlich, *Pteranodon* und *Nyctosaurus*, fischte nach F. A. Lucas (1901, S. 659), so „wie ein Museumsassistent mit der Pinzette Fische aus dem Alkoholglas zieht“. Allerdings hinkt der Vergleich etwas, weil auf die ständige Bewegung vergessen wurde, und schließlich war ja *Pteranodon* kein Storch! Halten wir also auf jeden Fall fest, daß die Flugsaurier recht gehaltvolle, organische Nahrung aufnahmen.

Wir haben gesehen, daß die Pterosaurier alle Gleit- oder Drachen-flieger waren und zwar entweder sich in der Vorstufe hierzu oder in der Vollendung oder in einer Zwischenstufe dieser Stadien befanden. War dies aber der Fall, dann müssen die überlieferten Reste auch Spuren jener Einrichtungen zeigen, welche die Drachenflieger charak-terisieren.

Pneumatizität der Wirbel und Röhrenknochen, Fixierbarkeit des Brustkorbes, Anlage von Luftsäcken, die überhaupt erst den lang-andauernden Flug ermöglichen, sind die inneren Merkzeichen für den Vogel- und insbesondere für den Segelflug. Je vollkommener dieser entwickelt ist, desto größer wird der Raum sein, welchen die Luftsäcke in Brust und Bauchraum beanspruchen. Eine vorzügliche Studie von M. Baer (1896, S. 420) orientiert uns am besten über die Flugeinrichtung der Vögel.

Luftsäcke treten im ganzen Körper auf. Im cerebralen Abschnitte haben sie ihre Einfuhrstelle in der Nasenöffnung, die zuweilen, z. B. beim vollendetsten Seglertypus, den Sturmvögeln (Albatroß, Sturm-schwalbe usw.), trompetenartig verlängert ist; hier dringt automatisch

durch den Luftwiderstand im Fluge die Luft in den Körper ein; größere Luftsäcke sind paarig, entlang den Halswirbeln entwickelt, die größten im Brust- und Bauchabschnitt, und zwar teils im Hohlraume, teils intermuskular, teils subkutan. Außerdem sind sowohl die Wirbel sehr leicht gebaut und bieten Platz für innere Luftpolster, als auch die Röhrenknochen, deren Markfüllung zu atrophieren beginnt, wenn das Wachstum vollendet ist und der Hohlraum dann durch Luftschläuche ersetzt wird. Kennzeichen der inneren Luftfüllung sind die leichte, spongiöse Bauart im Gelenkteil, Dünnwandigkeit und Sprödigkeit der Röhrenknochen, sowie das Auftreten von Foramina pneumatica, Durchbrechungen, die an allen Knochen auftreten können und als Eintrittsstellen der Luftkanäle dienen. „Aufgabe der mächtigen Luftsäcke ist es, beständig große Mengen Luft an dem, mit großer Geschwindigkeit kreisenden Lungenblut vorbeizujagen. Die vom Blut ausgeschiedene Kohlensäure wird sofort aus den Lungen hinausgefegt und gleichzeitig dem Blut Gelegenheit geboten, Sauerstoff aufzunehmen.“

Der Knochenbau der Flugsaurier ist außerordentlich leicht, denn sonst wären die fossilen Reste weniger verdrückt, und ist bei den Formen der Oberkreide nur mehr papierdünn gewesen.

Stellen wir uns *Pteranodon* fliegend vor und vergegenwärtigen wir uns die enorme Beanspruchung des zarten Knochenbaues durch den gewaltigen Luftwiderstand, dann drängt sich ordentlich die Empfindung auf, daß die Schwingen nicht immer denselben bruchlos überwinden konnten, denn Sprödigkeit ist, wie wir oben sahen, ein Merkmal des Vogelknochens. Vielleicht ist diese Tatsache einer der mannigfachen Gründe für das rasche Absterben der großen Pteranodonten.

Die Ausdehnung der Luftsäcke im Bauchraume drängte die Eingeweide zurück, reduzierte sie vielleicht auch, weshalb wir erstens eine zeitweise abdominale Auftreibung in den Flugrekonstruktionen zu berücksichtigen haben (vgl. Eaton 1910, Abel 1916, S. 311), welche wir nur beim kleinen Exemplar des *Pt. Kochi*<sup>1)</sup> (Winkler 1874) finden und zweitens eine in einem Kehlsacke erfolgte Vorverdauung annehmen müssen, die Abel (a. a. O.) zum ersten Male besprochen hatte. Daß nächst den intestinalen auch die inneren genitalen Organe unter der Hypertrophie der Luftsäcke zu leiden hatten, ist eine berechtigte Annahme. Daß ferner die Röhrenknochen hohl waren, sahen wir fast bei jedem Exemplar, zuweilen auch pneumatische Foramina, besonders an den größeren Skelettelementen; sicher ist ihnen bisher zu wenig Auf-

<sup>1)</sup> K. v. Zittel (1882, S. 73 hat ihn mit *Pt. elegans* Wagn. identifiziert.

merksamkeit gewidmet worden. Anscheinend erst bei den Kreideformen finden wir, sogar auffallend große pneumatische Foramina an den großen Halswirbeln (vgl. Eaton 1910, Taf. 6), was auf eine erhebliche Entwicklung der Luftsäcke im Cerebralabschnitt hinweist.

Charakteristisch für die Flugeinrichtung des Vogels ist aber auch die „Feststellbarkeit“ des Knochenbaues im vorderen Brustraume, weil hierdurch sowohl die Atmung fast automatisch erfolgen konnte, als auch für das Oberarmgelenk eine fixe Unterlage zur freien Schwingenbewegung geschaffen werden konnte. Es wurden daher sowohl die freien Rippen in ihrer Verbindung nach oben mit den Wirbeln, wie nach unten mit dem Sternum fixiert und wurden auch untereinander durch die Proc. uncinati festgehalten. Ferner verwachsen vielfach, z. B. Albatroß, wilder Truthahn<sup>1)</sup>, die ersten Rumpfwirbel und schließlich kann das Schultergelenk für sich allein unbeweglich gemacht werden oder in seiner Verbindung mit den Rippen und der Wirbelsäule. So entsteht die fixe Unterlage für die Rotation des Flügels.

Alles das finden wir bei *Pteranodon*: 1. die zum „Notarium“ verwachsenen vorderen Rumpfwirbel; 2. die, sogar bleibend mit dem Achsen skelett verwachsenen Rippen, denen überhaupt nur im Sternalabschnitt eine beschränkte Bewegung möglich war, und 3. die innere Leiste, welche Scapula und Coracoid dauernd in derselben Lage erhielt (Williston 1903, Taf. 43, Fig. 6 mit pneumatischem Foramen!). Kurz wir sehen alle die Merkmale der Feststellbarkeit sogar in extremerer Form wie bei unseren rezenten Vögeln. Daß natürlich diese Anpassungserscheinungen an den reinen Flugtypus je nach geologischem Alter und Entwicklungshöhe ganz verschieden waren, ist ohne weiteres klar.

Aus der Tatsache, daß die Pneumatizität des Knochenbaues mit der Anlage von Luftsäcken, ferner mit Warmblütigkeit und bei den Vögeln mit der Ausbildung eines Federkleides einhergeht, schloß Haeckel (1895, S. 370), daß jene fossilen Reptilien, deren Knochenbau pneumatische Foramina aufweist, Warmblütler waren und ein Feder-, resp. Haarkleid besaßen, welches aus den homologen Bildungen der Schuppen entstanden war. Auch Seeley hat sich für die Warmblütigkeit der Pterosaurier ausgesprochen.

Goldfuß hatte schon 1831 bei seinen Exemplaren des *Scaphognathus* Spuren eines Haarkleides auf der Gesteinsplatte zu sehen geglaubt, was der nächste Bearbeiter des Stückes, H. von Meyer (1859) glatt in Abrede gestellt hat. Nachdem der häutige Flügel des *Rham-*

---

<sup>1)</sup> Vgl. auch das oben von Chiropteren Erwähnte.

*phorhynchus Gemmingi* der Münchener Sammlung alle epidermalen Details zeigt, die Federn von *Archaeopteryx* und die zarten Struktureinheiten der Insekten im feinkörnigen Solnhofener Stein erhalten geblieben sind, hätte das feine Matrixmaterial uns sicher auch Spuren einer Haarbedeckung aufbewahrt. Wir sehen aber stets nur die nackte Reptilhaut. Daß *Trachodon* kein Haarkleid besaß, wissen wir von der Trachodonmumie (Osborn 1913). Wir haben also keinen Beweis dafür, daß die Epidermis einen Wärmeschutz besaß.

Es ist ja richtig, daß sowohl bei theropoden und sauropoden Dinosauriern wie bei Pterosauriern in größerer oder geringerer Vollendung hohle, kavernöse Knochen im Skelettbau auftraten, aber ist dann für alle der gleiche Rückschluß gestattet? Weil das Vogelblut, infolge der höheren Organisation des Herzbaues, warm war, mußte es auch, bei sicher niederer Organisation desselben, das Blut dieser Reptilien ebenfalls gewesen sein? Ist nicht auch die Möglichkeit vorhanden, daß die geringe Wärmemenge, welche die Muskeltätigkeit und die Sauerstoffzufuhr erzeugte, vollauf genügte, um die im Körperinneren aufgespeicherte Luft zu verdünnen und hiermit die große Körperlast der vielfach schweren, land- und sumpfbewohnenden Reptilien etwas zu verringern? Müssen wir einen derartigen Wärmeüberschuß annehmen, der bei nackter Haut oberflächlich ohne Haarkleid sofort abgegeben werden mußte? Ich glaube nein!

Und deshalb kann ich mich auch der Ansicht Nopcsas (1916, S. 418) nicht anschließen, der die Warmblütigkeit dadurch gegeben ansah, daß *Pteranodon* wegen seines großen Gesichtsschädels und Rachens ein „Vielfraß“, d. h. wohl ein Vielfresser war, aber wegen seines kleinen Körpers keine rechte Verwendung für die aufgenommene Nahrung hatte und sie daher in Wärme umsetzte, die wieder infolge mangelnder Hautbedeckung fortwährend an die Luft abgegeben werden mußte; dieser unökonomische Vorgang sei auch die Ursache des Absterbens der ganzen Tiergruppe gewesen!

Ob *Pteranodon* ein „Vielfraß“ war, wissen wir nicht. Vielleicht war er als Fischfänger ungeschickt und hat, trotz großen Rachens und Gesichtsschädels, nur wenig gefangen! Vielleicht war er aber auch deshalb außerstande, mehr zu fangen, weil er sich durch den Schatten seiner riesigen Flügel die Fische selbst verscheuchte. Ob er so viel Wärme, trotz gehaltvoller Fischnahrung, produzierte, hängt doch in erster Linie mit der Trennung beider Herzhälften zusammen und schließlich und endlich lebte *Pteranodon* in tropischem, mindestens in subtropischem Klima.

Kurz man kann gegen alle Argumente für die Thermocardie ebenso gewichtige Gegenargumente vorbringen und nichts beweist vorläufig tatsächlich die Warmblütigkeit der Pterosaurier und der obgenannten Dinosauriergruppen. Die Annahme aber, daß eine ganze Reptilgruppe sich zu Tode fressen könne, ist von einer Originalität, für die ich kein Verständnis habe!

Was aber können wir als mögliche Ursache des raschen Absterbens der Flugsaurier gelten lassen!

Gewiß war es nicht eine allein, sondern ein ganzer Komplex von Eigenheiten, die keine Weiterbildung im Interesse der Gattung gestatteten, vielleicht deshalb, weil sie im Interesse der Art zu vollkommen und daher für unsere Auffassung verfehlt waren.

Die Pteranodonten der amerikanischen Oberkreide sind die letzten ihres Stammes gewesen; die eine Gattung (*Nyctosaurus*) war, wie erwähnt, mittelgroß, die andere (*Pteranodon*) hatte Riesengröße. Was das treibende Moment für eine derartige Größenzunahme gewesen ist, wissen wir nicht, weshalb es zwecklos ist, darüber mehr oder weniger schön aufgeputzte Vermutungen anzustellen. Sie ist aber ein Beweis mehr für die schon längst erkannte Tatsache, daß zoologische Gruppen vor ihrem Absterben ganz oder in einzelnen Formen ein anormales Wachstumsstadium durchmachen, möglicherweise deshalb, weil die Umbildung gehemmt war. Ebenso kann auch das Gegenteil eintreten, Verkümmern oder Verzweigung. In unserem Spezialfalle finden wir aber dieselben Eigentümlichkeiten der Organisation, welche die Riesenform aufweist, größtenteils auch bei der mittelgroßen andern Form.

Es sind dies jene Einrichtungen, die mit dem System der Luftsäcke einhergehen, also die pneumatischen, welche sich auf Kosten der intestinalen ausbreiten: der gewöhnlich vom Verdauungstrakte benötigte Raum wird hierdurch arg beschränkt und weil der thorakale erweitert, wird der sakrale verkleinert. Hierdurch wird auch die Hinterextremität beeinträchtigt und ihre Funktion nur einseitig, zum Spannen der Flughaut, ausgebildet. Wir können uns diese sonderbaren Tiere sehr wohl im Fluge, aber gar nicht recht in der Ruhe vorstellen.

Die Eiablage fand gewiß im warmen Sande statt. Da aber das Ei wegen des kleinen Beckens sehr klein war, mußte das auskriechende Junge sicher eine längere Wachstumszeit durchmachen, bevor es flugfähig war und sich seinen Feinden entziehen konnte. Vielleicht auch ist die, schon oben erwähnte, Annahme einer Hauttasche beim Muttertiere für das Junge berechtigt, denn sie scheint auch osteologisch in der Beckenausbildung begründet zu sein.

Im Gegensatz zur Reduktion des Beckens ist, wie gesagt, der Schultergürtel vervollständigt. Wir besprachen aber die „Feststellbarkeit“ des Schultergürtels, der Rippen und des Sternalapparates bei den Vögeln und fanden im Vergleich mit den Pteranodonten, daß bei ersteren das Prinzip der automatischen Feststellbarkeit nach Bedarf, also im Fluge, erfolgte, während es hier durch die osteologische Grundlage zu einer absoluten, für den Ruhezustand ungeeigneten wurde. Es kommt uns fast so vor, daß das Tier in der Ruhe schwere Atembeschwerden gehabt haben müsse, um die großen Hohlräume genügend mit Luft füllen zu können. Außerdem schränkten die synostosierte Notariumswirbel die Bewegungsmöglichkeit des Achsenskelettes außerordentlich ein und dies um so mehr, weil im Becken ebenfalls eine größere Anzahl von Wirbeln im Synsacrum fixiert war, so daß nur im Bereiche der hinteren Rumpf- und der Lendenwirbel Bewegungsmöglichkeit bestand. Zwischen beiden Pteranodontengruppen besteht ein Unterschied nur in der Anzahl der synostosierten Wirbel. Bei *Pteranodon* selbst vervollständigt sich die „verfehlte Anpassung“ erstens, indem der Schädel einen langen Parietalkamm bekommt zur — wie Abel vermutete — Erhöhung der Steuerfähigkeit und zweitens, weil die Knochen aus Gründen der Gewichtserleichterung allgemein bis zur Papierdünne abgeschwächt wurden, wodurch sie sicher an Widerstandsfähigkeit enorm verloren haben. Im Hauptlager der Kansaskreide liegen die Skelette auch tatsächlich, vielfach gebrochen, zu Hunderten beisammen.

Ziehen wir aus alledem die Schlußfolgerung, dann müssen wir annehmen, daß die Pteranodonten in ihrer Entwicklung — wie Osborn sich ausdrückte — in eine Sackgasse gerieten, aus der es kein Entrinnen gab, und das Absterben der ganzen Gruppe noch vor dem Ende der Kreidezeit war die rasche Folge.

Wien, Dezember 1918.

---

#### Verzeichnis der im Texte nur mit Jahreszahlen zitierten Arbeiten

1906. Abel, Othenio, Fossile Flugfische; Jahrb. geol. R. A., Bd. 56.  
 1912. — —, Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.  
 1916. — —, Die Lösung des Flugproblems bei den Tieren der Vorzeit; Urania-Wochenschrift, Bd. 9. Wien.  
 1919. — —, Stämme der Wirbeltiere.  
 1909. Ammon, L. von, Über ein schönes Flughautexemplar von Rhamphorhynchus; Geogn. Jahresh., Bd. 21. München.

1886. Bassani, F., Sui fossili et sull' età degli schisti bithuminosi triasici di Besano in Lombardia; *Atti Soc. ital. Sc. nat.*, Vol. 29. Milano.
1896. Baer, M., Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln; *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 61. Leipzig.
1908. Branca, W., Fossile Flugtiere und Erwerb des Flugvermögens; *Abhandl. preuß. Akad. d. Wiss., math. phys. Kl.* Berlin.
1829. Buckland, W., On the discovery of a new species of Pterodactyle in the Lias of Lyme Regis; *Transact. geol. Soc.*, Vol. 3, Ser. 2. London.
1901. Döderlein, L., Über die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren; *Zool. Jahrb. Abteilg. f. System.*, Bd. 14.
1910. Eaton, G. E., Osteology of Pteranodon; *Memoirs Conn. Acad. Arts and Sc.*, Vol. II. New Haven.
1900. Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln; *Zeitschr. f. Naturwiss. N. F.*, Bd. 27. Jena.
1906. Gilmore, Ch. W., Skeleton of Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. M.; *Proceed. U. St. Nation. Mus.*, Vol. 30.
1831. Goldfuß, A., Beiträge zur Kenntnis der Reptilien der Vorwelt, 1. Reptilien aus dem lithogr. Schiefer; *Nova Acta Phys. Med. Acad. Caes. Leop. Carol.*, Bd. 15, Abt. 1.
1840. Hawkins, Rh., *The Book of the great Sea-Dragons.* London (W. Pickering).
1895. Haeckel, E., Systematische Phylogenie der Wirbeltiere III. Teil, Stammesgeschichte. Berlin (G. Reimer).
1916. Heilmann, G., Unser gegenwärtiges Wissen über die Abstammung der Vögel (dänisch); *Zeitschr. dän. ornithol. Ges.* Kopenhagen.
1913. Hilzheimer, M., *Handbuch der Biologie der Wirbeltiere.* Stuttgart.
1914. Huene, F. v., 1. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier, 2. Beiträge zur Kenntnis des Schädels einiger Pterosaurier, 3. Nachträge zu meinen früheren Arbeiten über triadische Saurischia; *Palaeont. Abhandl. N. F.*, Bd. XIII.
1913. Hooley, R. W., On the skeleton of Ornithodesmus latidens from the Wealden of Atherfield (Isle of Wight); *Quart. Journ. geol. Soc.*, Vol. 69. London.
1914. — —, On the Ornithosaurian genus Ornithocheirus, with a review of the specimens of the Cambridge Greensand in the Sedgwick Museum; *Annals and Magaz. of Nat. hist.*, Ser. 8, Vol. 13. London.
1915. Jaekel, O., Die Flügelbildung der Flugsaurier und Vögel; *Anat. Anz.* Bd. 48, 1.
1902. Lucas, F. A., The greatest Flying creature, the great Pterodactyle Ornithostoma; *Ann. Report Smithson. Instit. for 1901.* Washington.
1882. Marsh, O. C., The wings of Pterodactyles; *Americ. Journ. Science*, Vol. 23.
1916. Matthew, W. D., A Reptilian Aeronaut; *Americ. Mus. Journal*, Bd. 16.
1831. Meyer, H. von, Pterodactylus macronyx Buckl. aus dem Lias von Banz; *Nova Acta Phys. Medic. Acad. C. L. C.*, Bd. XV; Abt. 1.
1860. — —, Rhamphorhynchus Gemmingi aus dem lithograf. Schiefer von Bayern; *Palaeontogr.*, Bd. VII.
1861. — —, Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithograf. Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. Frankfurt a. M.
1888. Newton, E. T., On the skull, brain and organisation of a new species of Pterosaurian Scaphognathus Purdoni; *Philos. Transact. London Royal Soc. B.*, Vol. 179.
1907. Nopcsa, F. Bar., Ideas on the origine of flight; *Proceed. Zool. Soc.*, p. 223. London.

1916. Nopcsa, F. Bar., Zur Körpertemperatur der Dinosaurier; Zentralbl. f. Min. usw.
1856. Opper, A., Die Juraformation Englands, Frankreichs und Deutschlands; Jahresh. Ver. f. vaterl. Naturk. Württembergs, Bd. 12. Stuttgart.
1858. — —, Geognost. Verbreitung der Pterodactylen und über einen Unterkiefer von Pterodactylus banthensis Theod. aus dem Posidonien Schiefer von Boll; a. a. O., Bd. 14.
1913. Osborn, H. F., Integument of the Iguanodont Dinosaur Trachodon; Mem. Americ. Mus. nat. hist.; New Ser., Vol. 1.
1870. Owen, R., Monograph of the fossil Reptilia of the Cretaceous formation, Part I and Suppl.; Palaeontogr. Soc. London.
1894. Plieninger, F., Campylognathus Zitteli, ein neuer Flugsaurier aus dem oberen Lias Schwabens; Palaeontogr., Bd. 41. Stuttgart.
1901. — —, Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier; a. a. O., Bd. 48.
1906. — —, Notizen über Flugsaurier aus dem Lias Schwabens; Zentralbl. f. Min. usw.
1907. — —, Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens; Palaeontogr., Bd. 53.
1869. Seeley, H. G., Ornithosauria, an elementary study of the bones of Pterodactylus. London (Deighton, Bell & Co.).
1880. — —, On the Ramphocephalus Prestwichi Seeley, an Ornithosaurian from the Stonesfield Slates of Kineton; Quart. Journ. geol. Soc., Vol. 36, London.
1901. — —, Dragons of the air, on account of extinct flying Reptiles; London (Methuen & Co.).
1920. Stolley, E., Beiträge zur Kenntnis des Genoiden des deutschen Muschelkalkes; Palaeontogr. Bd. 63, S. 25.
1910. Stromer von Reichenbach, E., Bemerkungen zur Rekonstruktion eines Flugsaurierskelettes; Zeitschr. deutsch. geol. Ges. (Monatsber.).
1913. — —, Rekonstruktion des Flugsauriers Rhamph. Gemmingi H. v. M.; Neues Jahrb. f. Min. usw., Bd. II.
1911. Talbot, M., Podokesaurus Holyokensis a new Dinosaur from the Triassic of the Connecticut Valley; Americ. Journ. of Sc., 4. Ser., Vol. 31.
1830. Theodori, K., Knochen vom Pterodactylus aus der Liasformation von Banz; L. F. v. Fries Notizen für Natur und Heilkunde, Bd. 19, S. 101.
1831. — —, Über die Knochen vom Genus Pterodactylus aus der Liasformation der Gegend von Banz; Oken's „Isis“, p. 276.
1852. — —, Über die Pterodactylusknochen im Lias von Banz; Naturforsch. Vers. Bamberg, 1. Bericht, S. 17.
1860. Wagner, A., Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithogr. Schiefers, Abteilg. 1; Abhandlg. bair. Akad. d. Wiss. math. phys. Kl., Bd. VIII, S. 439.
1908. Wanderer, K., Rhamph. Gemmingi H. v. M., Exemplar mit teilweise erhaltener Flughaut (Dresdener Expl.); Palaeontogr., Bd. 55, S. 195.
1897. Williston, S. W., Restoration of Ornithostoma (Pteranodon); Kansas Univers. Quart., Vol. VI, p. 35.
1901. — —, On the skull of Nyctodactylus, with Restoration: Americ. Journ. of Anat., Vol. I, p. 297.
1902. — —, On the skull of Nyctodactylus, an upper cretaceous Pterodactylus (Fortsetzung); Journ. of Geol., Bd. X, p. 521.
1903. — —, On the osteology of Nyctosaurus (Nyctodactylus) with notes on american Pterosaurs; Field Columbian Mus. Publicat. 78, Geol. Ser., Vol. II, No. 3.

1911. Williston, S. W., The wing fingers of Pterodactyls with Restoration of Nyctosaurus; Journ. of Geol., Vol. XIX, p. 696. Chicago.
1914. — —, Water Reptiles of the past and present. Chicago (Univers. of Chicago Press).
1874. Winkler, T. C., Description d'un nouvel exemplaire de Pterodactylus micronyx du Musée Taylor; Archives du Musée Taylor, Vol. III, Harlem.
1874. — —, Le Pterodactylus Kochi du Musée Taylor; a. a. O.
1902. Woodward, A. S., On two skulls of ornithosaurian Rhamphorhynchus; Annals & Magaz. Nat. hist., Vol. IX.
1907. — —, On a new Dinosaurian Reptile (Scleromochlus Taylori nov. gen. et spec.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin; Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. 64. London.
1882. Zittel, K. von, Über Flugsaurier; Palaeontogr., Bd. XXIX, S. 47. Stuttgart.
-