

Universität Karlsruhe (TH)  
Wintersemester 2007/08

Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe

Seminarthema: Die Evolution des Tierfluges

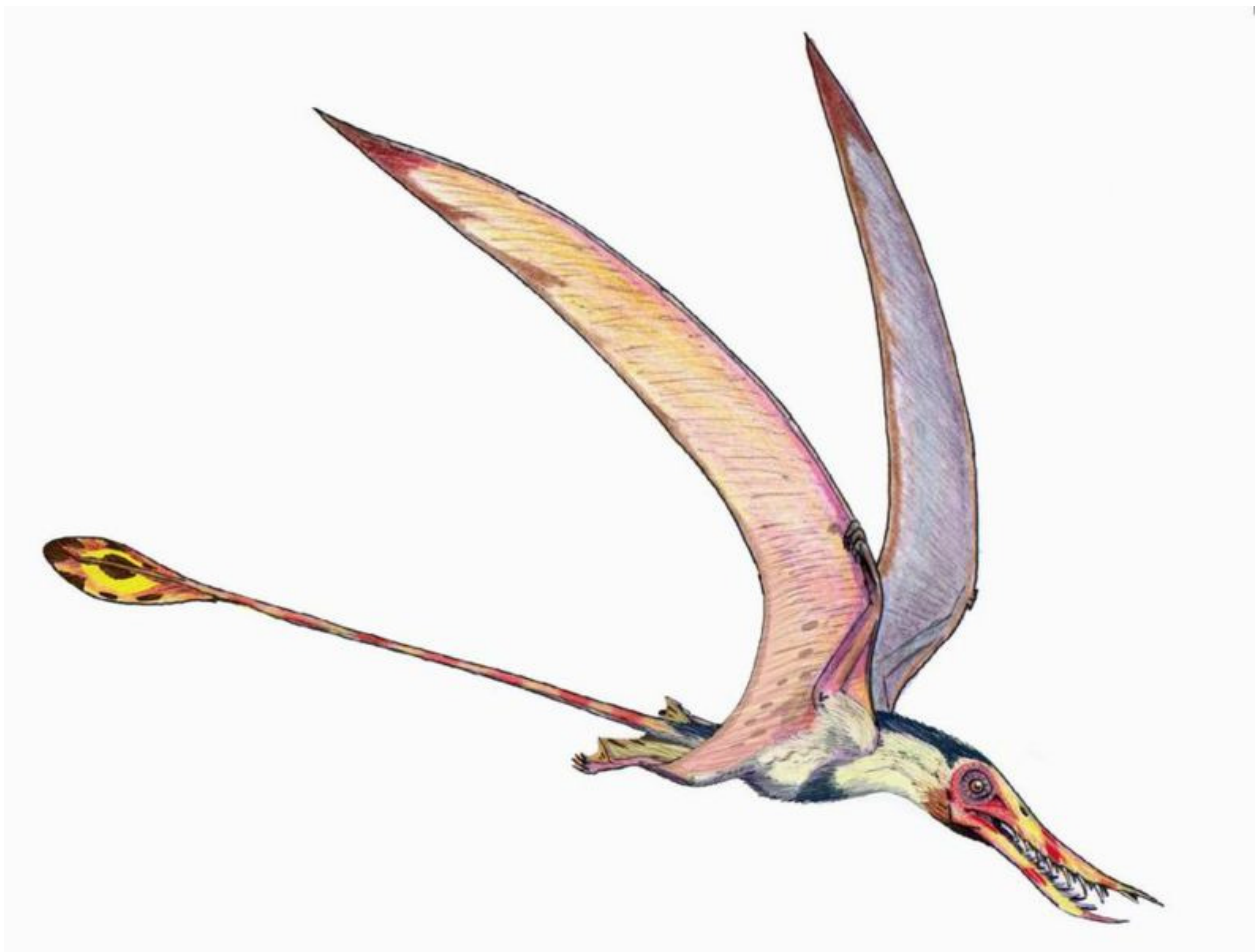
Seminarleiter: Priv. Doz. Dr. Eberhard „Dino“ Frey

Ausarbeitung im Rahmen des Seminars am 1. und 2. März 2008

## **Langschwanzflugsaurier (Rhamphorhynchoidea)**

von: Ann-Katrin Kroll.....  
Matr.-Nr.: 1325882  
Biologie-Diplom.....  
5. Semester.....  
Augustastraße 3....  
76137 Karlsruhe....  
a-k.k@gmx.de.....

## Langschwanzflugsaurier (Rhamphorhynchoidea)



## Inhaltsverzeichnis

|                                                | <b>Seite</b> |
|------------------------------------------------|--------------|
| 1. Einführung.....                             | 4            |
| 2. Systematik.....                             | 6            |
| 3. Abstammung/Entstehung des Saurierflugs..... | 9            |
| 4. Allgemeine Merkmale.....                    | 11           |
| 5. Anatomie der Flügel.....                    | 13           |
| 5.1 Flügelknochen.....                         | 13           |
| 5.2 Flughäute.....                             | 14           |
| 5.3 Muskeln.....                               | 15           |
| 6. Flug.....                                   | 16           |
| 7. Physiologische Besonderheiten.....          | 17           |
| 8. Ernährung.....                              | 17           |
| 9. Literaturquellen.....                       | 18           |
| 10. Bildquellen.....                           | 19           |





Abb. 2: Fundstellen von Pterosaurierfossilien

Eine der wichtigen Fundstätten für Flugsaurierfossilien ist der Solnhofener Plattenkalk in Bayern, dessen Gebiet während des Erdmittelalters eine Lagune war. Bereits im frühen 18. Jh. wurden hier die ersten Überreste gefunden, aber erst 1801 erkannte George Cuvier, dass es sich um flugfähige Reptilien handelte und nicht um Fledermäuse. Durch die Fossilienfunde offenbart sich uns aber nur ein kleiner Ausschnitt der Artenvielfalt, da alle Versteinerungen praktisch Zufälle sind. Dazu kommt, dass Fossilien nur in Sedimentgestein entstehen können, welches im Bereich früherer Meere gefunden wird. Flugsaurier existierten ähnlich lange wie die Vögel heute und wurden auch weltweit nachgewiesen. Es ist daher wahrscheinlich, dass Flugsaurier auch im Landesinneren vorkamen, wie die Vögel.

Das größte bis jetzt gefundene Fossil ist der *Quetzalcoatlus* mit einer Flügelspannweite bis 12 m, während andere Gattungen nicht größer als Sperlinge waren. Der älteste Flugsaurier wurde 1973 in Italien bei Bergamo gefunden, ein 220 Mio. Jahre alter *Eudimorphodon*.

## 2. Systematik

Die Flugsaurier werden als Diapsiden in die Klasse der Reptilien gestellt. Innerhalb der Klasse sind sie den Archosauriern zugeordnet, die auch Dinosaurier und Krokodile beinhaltet.

Die Pterosaurier werden in die Unterordnungen Langschwanzflugsaurier (Rhamphorhynchoidea) und Kurzschwanzflugsaurier (Pterodactyloidea) eingeteilt. Die ersteren waren dabei die früheren Formen, sie lebten im Trias und Jura. Die Kurzschwanzflugsaurier lebten im Jura und spalteten sich vermutlich von den frühen Formen ab. Es gibt aber keine Fossilfunde von Vorläufern. Die Langschwanzflugsaurier umfassen vier Familien, die Kurzschwanzflugsaurier fünfzehn.

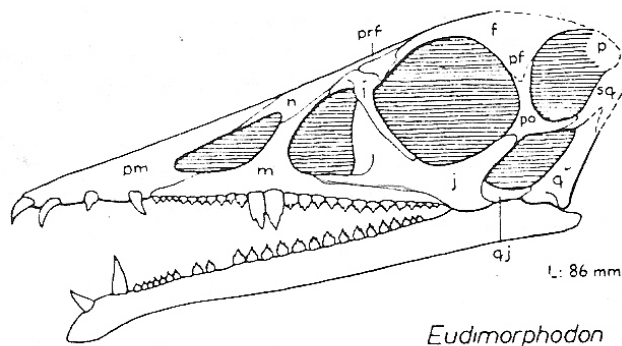


Abb. 3 Schädel eines *Eudimorphodon*

Der früheste bis jetzt gefundene (Langschwanz-)Flugsaurier gehört der Familie **Eudimorphodontidae** (Gattung *Eudimorphodon*) an. Als Besonderheit weisen sie ein spezielles Gebiss auf. Es gibt vordere Fangzähne und hinten viele drei- oder fünf-spitzige Zähne. Im Oberkiefer sind zwischen den dreispitzigen und den fünfspitzigen noch zwei große Zähne mit zwei Nebenspitzen zu finden. Diese Form der Bezahnung kommt in keiner andern Gattung vor, deswegen wird angenommen dass die Eudimorphodontidae ein Nebenzweig sind. Diese Flugsaurier kommen nur in der Trias vor.

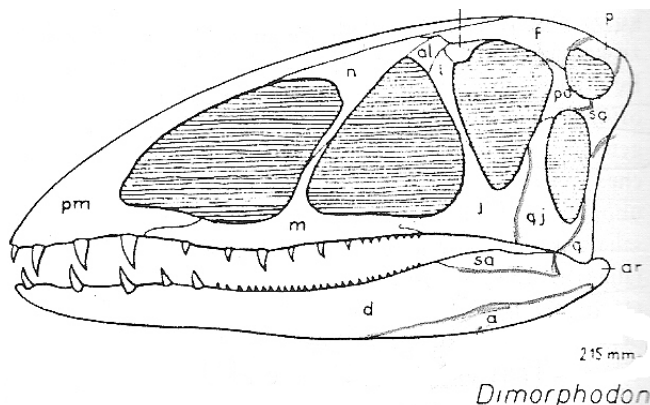


Abb. 4: Schädel eines *Dimorphodons*

Zur Familie der **Dimorphodontidae** zählen die Gattungen *Dimorphodon* und *Peteinosaurus*. *Peteinosaurus* lebte in der Trias und ist die ursprünglichste bekannte Gattung. Die Flügel waren noch relativ kurz und das Gebiss bestand aus einspitzigen Zähnen. Er gilt als direkter Vorläufer von *Dimorphodon* aus dem Jura.

Die umfangreichste Familie stellen die **Rhamphorhynchidae** dar. Sie beinhaltet neun Gattungen: *Preondactylus*, *Dorygnathus*, *Campylognathoides*, *Rhamphorhynchus*, *Odontorhynchus*, *Parapsicephalus*, *Scaphognathus*, *Sordes* und *Angustinaripterus*.

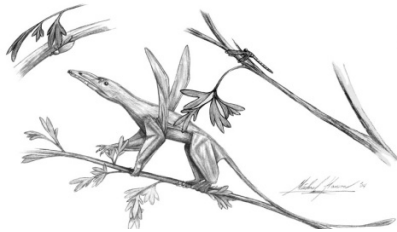


Abb. 5: *Preondactylus*-Zeichnung

*Preondactylus* war ein früher Vertreter der Rhamphorhynchidae. Er ist die einzige Gattung die bereits in der Trias lebte und weist große Ähnlichkeit mit *Dorygnathus* auf.

*Dorygnathus* hatte lange gebogene vordere Fangzähne, die alternierend ineinander griffen. Die hinteren Zähne waren relativ klein.

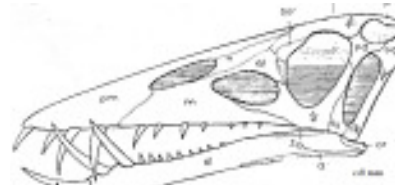


Abb. 6: Schädel von *Dorygnathus*

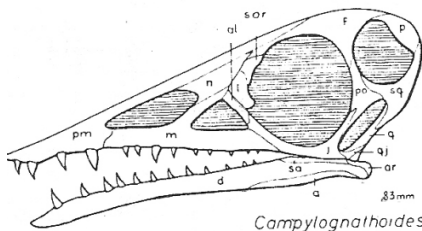


Abb. 7: Schädel von *Campylognathoides*

Die *Campylognathoides* hatten gekrümmte Kieferenden und einen relativ kurzen Schädel mit großen Augen.

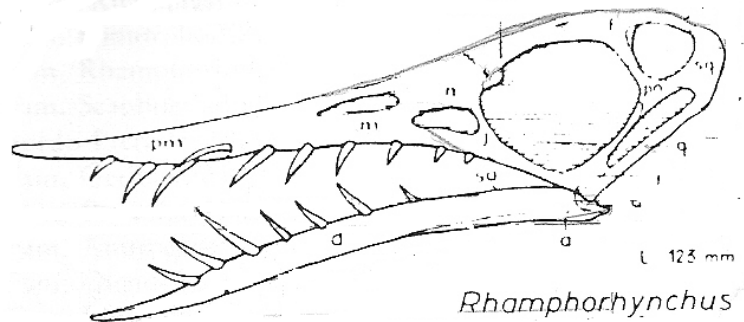


Abb. 8: Schädel von *Rhamphorhynchus*

*Rhamphorhynchus* ist der am häufigsten gefunden Langschwanzflugsaurier. Er hatte einen relativ langen Kiefer mit langen, nach vorne ragenden einspitzigen Zähnen, die alternierend ineinander griffen.

*Scaphognathus* hatte im Vergleich einen kürzeren Schädel und senkrechtstehende Zähne.

*Sordes pilosus* ist der erste Flugsaurier, bei dem man eindeutig eine Körperbehaarung feststellen konnte. Nicht nur der Körper war behaart auch die Flughaut, wenn auch nicht so dicht. Sichtbar war auch, dass die Hinterbeine in die Flughaut integriert waren, wobei der Schwanz voll beweglich blieb. In Gebiss und Schädel ähnelt *Sordes Scaphognathus*.

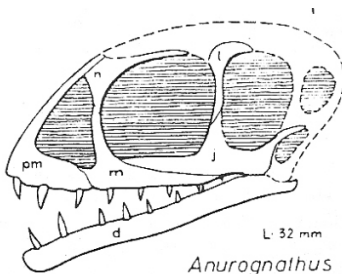


Abb. 9: Schädel eines *Anurognathus*

Die Familie der **Anurognathidae** stellt mit *Anurognathus* und *Batrachognathus* zwei Gattungen. *Anurognathus* und *Batrachognathus* hatten einige auffällig andere Merkmale als die anderen Langschwanzflugsaurier. Ihre Schädel waren kürzer und höher. Der Schwanz war kurz und die Flügel für den Körper extrem lang. Die breite Mundspalte und die stiftförmigen Zähne lassen vermuten, dass sie Insektenfresser waren. *Anurognathus* und *Batrachognathus* lebten im Oberen Jura.

Daneben gibt es noch vier nicht zuordnungsbar Gattungen: *Rhamphinion*, *Herbstosaurus*, *Nesodactylus* und *Comodactylus*.

### 3. Abstammung/Entstehung des Saurierflugs

Die verschiedenen Theorien zur Abstammung werden viel diskutiert und alle haben ihre Für- und Gegenargumente.

Nach **Alfred Sherwood Romer** umfassen die Archosaurier Pterosaurier, Dinosaurier, Krokodile und Thecodontia. Die Thecodontia sind die ältesten Archosaurier, daher hat man unter ihnen die Vorfahren der Pterosaurier vermutet. Zu den Thecodontia zählen eine Reihe von verschiedenen Reptilien. Einer ihrer Vertreter ist *Scleromochlus taylori*. **Friedrich Freiherr von Huene** rekonstruierte trotz spärlicher Fossilienfunde das Skelett.

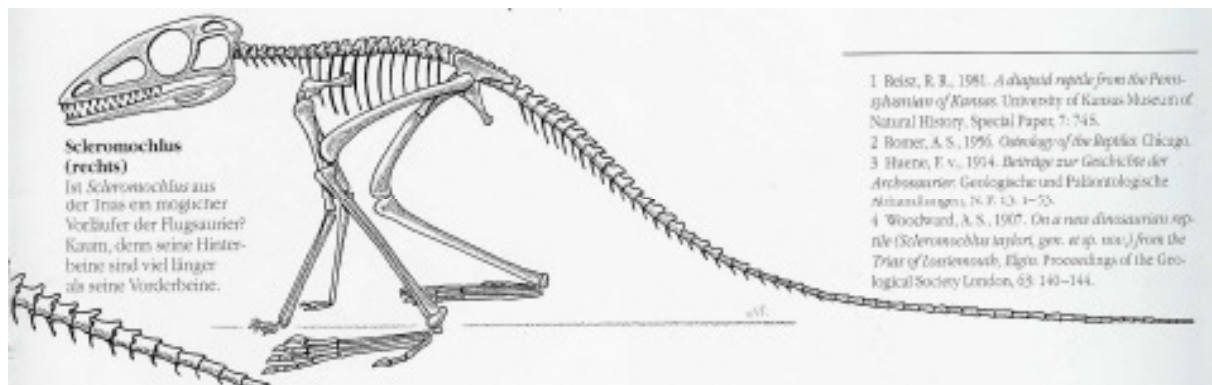


Abb. 10: Skelett von *Scleromochlus taylori*

Wegen der langen Hinterbeine nahm er an, dass *Scleromochlus* auf Bäumen lebte und von Baum zu Baum oder Ast zu Ast sprang. Möglicherweise sei es sogar mit Hilfe von Hautfalten an den Vorderbeinen gegliedert. Aus diesem Grund vermutete er, dass *Scleromochlus* ein Vorläufer der Flugsaurier war, bei dem sich die Flughäute langsam herausbildeten und der schon kurze Strecken im Gleitflug zurücklegen konnte. Gegen diese aborale Theorie spricht, dass *Scleromochlus* viel längere Hinterbeine als Vorderbeine hatte, bei den Flugsauriern ist es gerade umgekehrt.

Ein potentieller Ahn müsste also entsprechende Tendenzen im Knochenbau aufweisen, dies ist aber von keinem bekannten Thecodontier bekannt. Trotzdem gibt es noch einen weiteren Kandidaten unter ihnen, *Lagosuchus*.

Kevin Padian glaubt, dass die Pterosaurier und auch die Dinosaurier von bipeden Vorfahren abstammen. Allerdings setzt er dabei voraus, dass die Flugsaurier sich auf dem Boden ebenfalls biped fortbewegt haben, ähnlich wie die Vögel heute. Die Skelettrekonstruktionen von *Lagosuchus* lassen vermuten, dass er in der Lage war biped zu laufen. Im Gegensatz zur aboralen Theorie wäre der Flug nicht von Bäumen hinab entstanden sondern vom Boden hinauf.

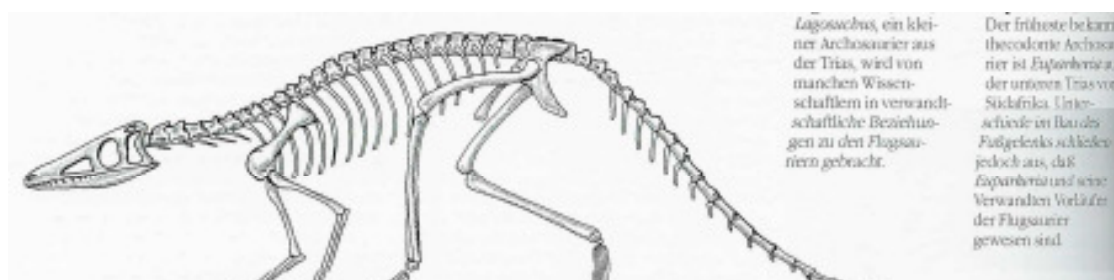


Abb. 11: Skelett von *Lagosuchus*

Schon 1900 vermutete **M. Fürbringer**, dass Pterosaurier von den Dinosauriern abstammen. Aber auch hierfür gibt es keinen spezifischen Fossilfund. **Rupert Wild** vertritt die Ansicht, dass die Flugsaurier nicht von den Thecodontiern abstammen. Die frühesten Pterosaurier kamen im späten Trias vor, Vorfahren müssten also noch früher zu finden sein.

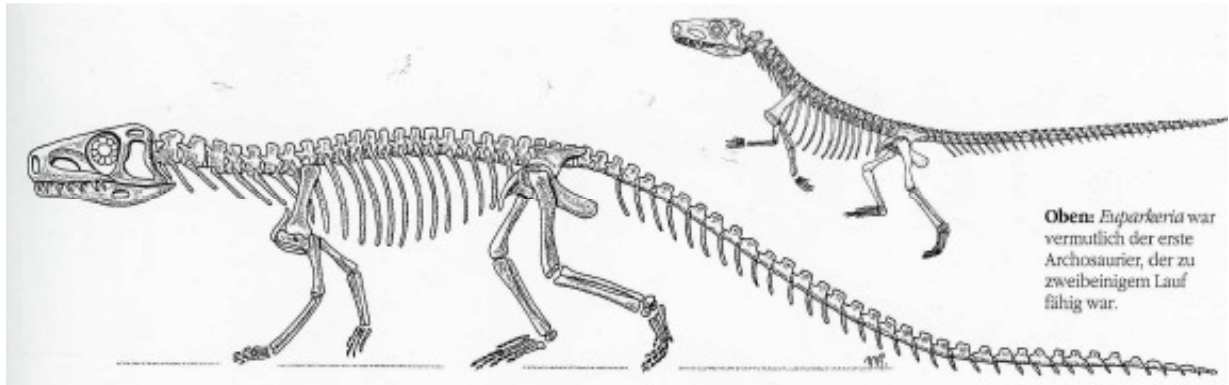


Abb. 12: Skelett von *Euparkeria*

Unter den Thecodontiern kämen dafür Pseudosuchier in Frage, der früheste Vertreter gehört der Gattung *Euparkeria* an. Auf Grund von Unterschieden im Bau des Fußgelenks kommen sie aber nicht als Vorfahren der Flugsaurier in Frage. Außerdem sind alle bisher gefundenen Flugsaurierfossilien bereits vollständig an ein Leben in der Luft angepasst, das bedeutet Vorläufer und Zwischenstadien müssen viel früher zu finden sein. Daraus folgt, dass die Pterosaurier wie die anderen Archosaurier direkt von den Eosuchiern aus Perm und Trias abstammen müssten.

Eosuchier (übersetzt etwa Tiere der Morgenröte) sind eidechsenartige kleine diapside Reptilien und werden als Ausgangsgruppe der Archo- und Lepidosaurier angesehen. Die Entwicklung wäre demnach von kleinen erdgebundenen Reptilien über zum Gleitfliegen befähigten, auf Bäumen lebenden Zwischenstufen zu Flugsauriern verlaufen (nach Peters und Gutmann, 1985). Problematisch ist dabei die Stellung der Extremitäten. Bei Eidechsen sind die Gliedmaßen seitlich vom Körper gestellt. Bei Flugsauriern sind die Beine unter dem Körper.

Zusammenfassend kann man sagen, dass es noch keine (zumindest keine die ich gefunden habe) zufriedenstellende Theorie zur Entstehung der Flugsaurier gibt.

## 4. Allgemeine Merkmale der Langschwanzflugsaurier

Grundsätzlich haben Flugsaurier einen langgestreckten großen Schädel mit vielen Löchern und großen Augenlöchern. Die Halswirbelsäule war kräftig entwickelt und bot eine große Angriffsfläche für epaxiale Muskeln. Der Rumpf blieb klein, während das Flügelskelett und der Schultergürtel vergrößert wurden.

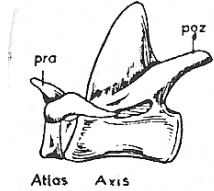


Abb. 13: 1. Halswirbel eines Langschwanzflugsauriers

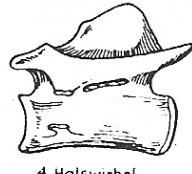


Abb. 14: 4. Halswirbel eines Langschwanzflugsauriers

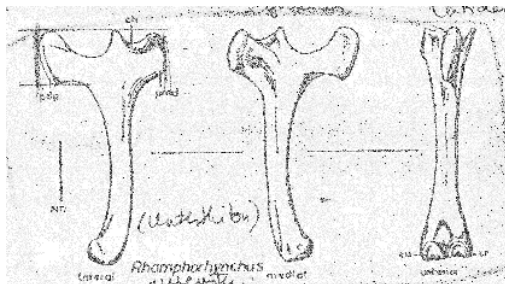


Abb. 15: Oberarmknochen von Rhamphorhynchus von lateral, medial und anterior

Am Oberarmknochen ist ein großer Fortsatz zum Ansetzen der Flugmuskeln. Der vierte Finger ist extrem lang, die drei ersten sind normal entwickelt und der fünfte fehlt ganz. Der Schultergürtel ist verwachsen und fungiert als Widerlager für das Oberarmgelenk. Das Brustbein ist - wie bei Vögeln - breit und gekielt, es bildet den anderen Ansatzpunkt für die Flugmuskeln. Die Hinterbeine

waren schwächer entwickelt und bei einigen Arten nicht in der Lage das Gewicht des Körpers zu

tragen.

Die Langschwanzflugsaurier unterscheiden sich in verschiedenen Punkten von den Kurzschwanzflugsauriern. Zum einen sind die Kiefer immer vollständig bezahnt, bei Kurzschwanzflugsauriern variiert die Bezahnung. Die Nasen- und Präorbitalöffnung sind getrennt. Das Hinterhauptgelenk ist nach hin-



Abb. 17: Schädel und Hals von Pterodactylus: kleine Zähne, vollständiges Kopf-Halsgelenk; nicht mehr vollständig getrennte Nasen- und Präorbitalöffnung



Abb. 16: Schultergürtel von Rhamphorhynchus von ventral-lateral; unten das gekielte Brustbein, senkrecht stehend der Scapulocoracoid

ten gerichtet, die Lang-

schwanzflugsaurier trugen ihren Schädel also nach vorne ausgestreckt. Bei ihnen sind auch noch Halsrippen durchgehend vorhanden und sie haben nie ein Notarium (zusammengewachsene Rumpfwirbel). Die Gelenkpfannen

für die Coracoidknochen (Knochen der Schulter) liegen am Sternum (verknöchertes Brustbein) hintereinander, bei Kurzschwanzflugsauriern liegen sie nebeneinander.

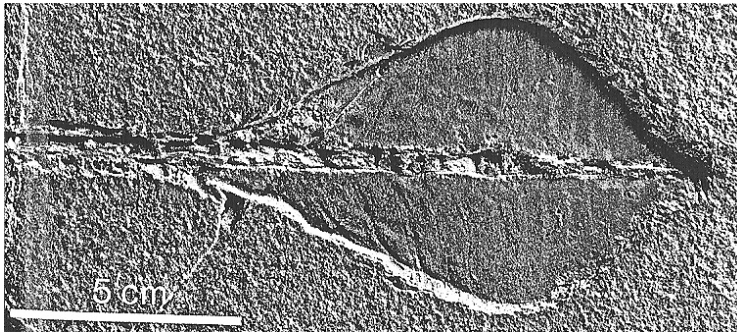


Abb. 18: Schwanzsegel von Rhamphorhynchus

Wie der Name schon sagt haben die Langschwanzflugsaurier einen langen Schwanz aus verlängerten Wirbeln (Ausnahme Anurognathidae). Am Ende des Schwanzes befindet sich ein rhombenförmiges senkrecht stehendes Hautsegel (s. auch Abb. 18). Die Abdrücke des Schwanzsegels weisen querverlaufende Zonen auf, die auf eine Verstärkung hinweist. Es war wahrscheinlich immer gespannt.

Nur die ersten Schwanzwirbel waren beweglich. Die hinteren Wirbel weisen lange knöcherne Vorsätze auf, die sich in cranialer Richtung erstrecken. Dadurch war die hintere Schwanzregion versteift.

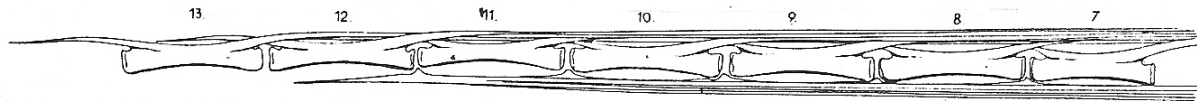


Abb. 19: hintere Schwanzwirbel eines Langschwanzflugsauriers; die Knochenfortsätze erstrecken sich nach cranial →

Die Mittelhand ist kurz und der Oberarmknochen relativ klein. Die Flugfingerglieder haben eine Längsfurche an der Hinterseite. Diese diente vermutlich zur besseren Anheftung der Flughaut. Schließlich haben Langschwanzflugsaurier eine lange fünfte Zehe, während sie bei Kurzschwanzflugsauriern kurz ist.

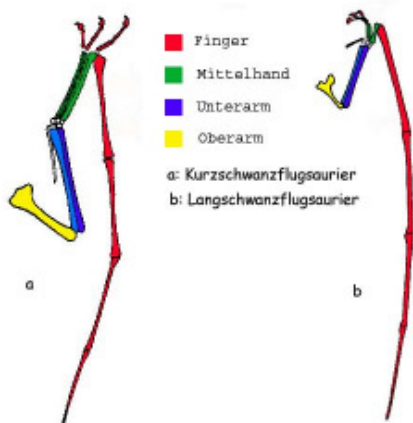


Abb. 20: Armknochen im Vergleich

## 5. Anatomie der Flügel

### 5.1 Flügelknochen

Die Flügelknochen der sind weitestgehend hohl, sie sind nur mit Knochenbälkchen verstärkt. Dadurch wurde zwar genügend Leichtigkeit für den Flug sichergestellt, aber trotzdem für Stabilität gesorgt. Gerade die zum Flug genutzten Knochen waren ja starken Belastungen ausgesetzt. Nach außen hin sind alle zum Flug benötigten Knochen besonders stark ausgebildet. Der Schultergürtel mit seinem zum Scapulocoracoid verwachsenen Rabenbein und Schulterblatt bietet ein starkes Widerlager für den Oberarm. Über den Coracoidanteil war der Schultergürtel gelenkig mit dem Brustbein (Sternum) verbunden. Das Sternum war sehr vergrößert und bot damit eine gute Angriffsfläche für die Flugmuskeln. Bei Kontraktion dieser starken Muskeln verhinderte diese verbundene Konstruktion des Schultergürtels mit dem Brustbein ein Zusammenpressen des Brustkorbs.

Der vierte Mittelhandknochen ist besonders stark ausgebildet, da er den Flugfinger stützt. Das Gelenk an der Basis hat eine konvexe Fläche und einen zapfenartigen Fortsatz. Dadurch ist eine leichte Rotation der Mittelhand um die Längsachse möglich, aber keine Beugung. Der Flügel wird nicht an der Mittelhand aufgefaltet. Das Gelenk zum Flugfinger hin ist dagegen als Rollengelenk ausgebildet und kann zurückgefaltet werden. Zwischen den Fingerknochen sind flache, ovale Gelenkflächen ausgebildet, die kaum Beugung ermöglichen.

Der Oberarmknochen konnte während des Fluges um seine Längsachse rotieren, das Ellbogengelenk fungierte dagegen als Scharnier. Das Handgelenk konnte in einer Gleitbewegung nach vorne und hinten bewegt werden, außerdem auch nach oben und unten.

## 5.2 Flughäute

Die Hauptflughaut (Chiropatagium) wurde zwischen dem verlängerten vierten Finger, dem Rumpf und den Oberschenkeln aufgespannt. Daneben gab es noch ein sogenanntes Propatagium, das vom Pteroid, Hals, Ober- und Unterarm aufgespannt wurde. Der

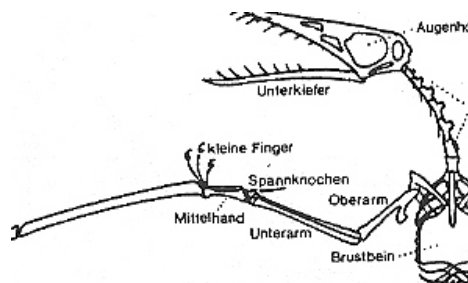


Abb. 21: Ausschnitt aus Rhamphorhynchus-Skelett; Pteroid als Spannknöchel bezeichnet

Pteroid ist ein kleiner Knochen mit einer Gelenkverbindung zu den Handwurzelknochen. Er wurde vermutlich durch eine Sehne immer zum Körper hin gezogen und diente zur Regulierung der Stellung des Propatagiums. Manche Wissenschaftler vermuten, dass sich das Propatagium noch weiter über die kleinen Finger und an der Vorderseite des Flugfingers entlang ausgedehnt hat. Es würde dann zur Flügelwölbung beitragen. Zwischen den Hinterbeinen war eine weitere Flughaut aufgespannt; das Uropatagium, der Schwanz blieb dabei frei. Bei gleichzeitiger Auf- und Abbewegung beider Hinterbeine könnte

das Uropatagium als Höhenruder fungiert haben, bei abwechselnder Bewegung als Querruder. Zusätzlich zur Steuerungsfunktion verleiht mehr Flughaut auch mehr Auftrieb.

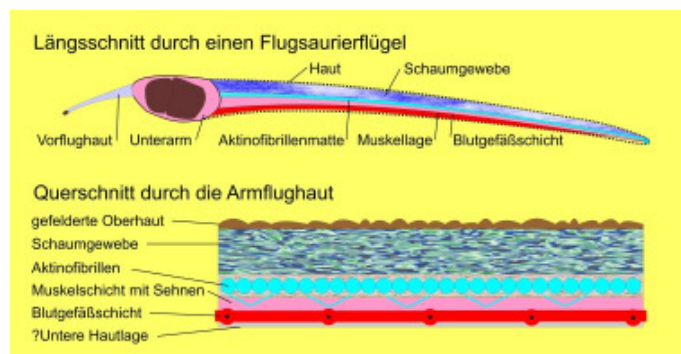


Abb. 22: Aufbau der Flughaut

Die Flughäute bestanden aus mehreren Schichten. Die Oberhaut war sehr dünn und mit feinen Runzeln versehen, die auch Ribbles genannt werden. Unterhalb dieser Schicht liegt ein schaumiges, luftgefülltes Gewebe unter dem radial verlaufende Aktinofibrillen lagen. Darunter liegende schräglauende Flächenmuskeln waren mit den Aktinofibrillen verbunden. Die unterste Schicht bestand aus einem Netz aus Blutgefäßen, die wahrscheinlich von einer weiteren dünnen Haut bedeckt waren.

### 5.3 Muskeln

Die drei wichtigsten Muskeln bei der Flügelbewegung sind M. pectoralis als Depressor-muskel (Abwärtsbewegung) sowie M. deltoideus und M. supracoracoideus als Elevator-Muskeln (Aufwärtsbewegung).

Der M. pectoralis setzt am Brustbein und am Fortsatz des Oberarmknochens (Humerus) an. Die Kontraktion bewirkt eine Drehung des Flügels nach vorne. M. deltoideus setzt am Schulterblatt (Scapula) und an der Vorderseite des Humerusfortsatzes an. Er zog den Oberarm direkt nach oben. M. supracoracoideus verbindet Brustbein und Coracoid miteinander. Über eine Sehne, die vom Coracoid über einen Gelenkkanal zur Oberseite des Oberarmknochens läuft. So bewirkt eine Kontraktion des Muskels eine Aufwärtsbewegung des Flügels (s. Abb. 23).

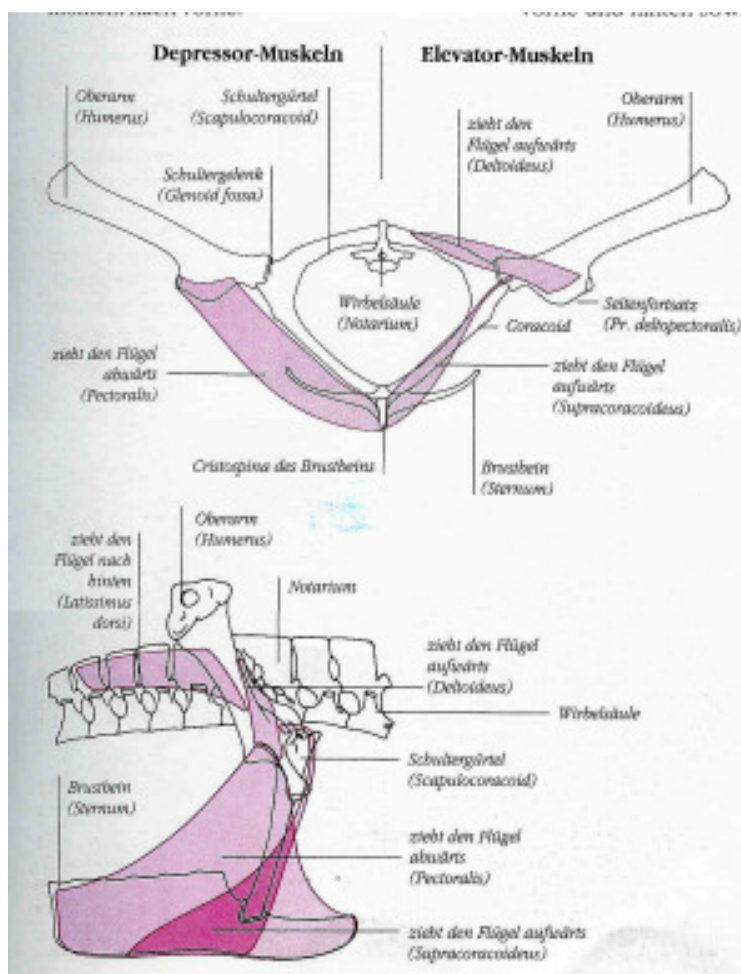


Abb. 23: Flugmuskeln; von vorne und von lateral (unten)

## 6. Flug

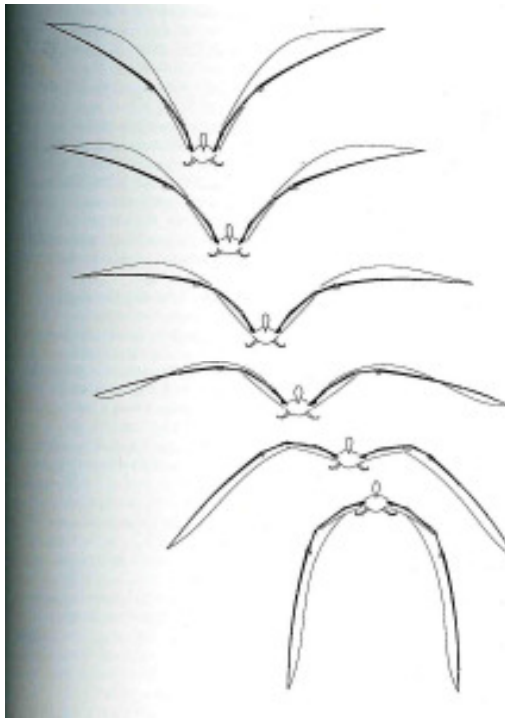


Abb. 24: Flugschema bei Pterosauria vom maximalen Aufschlag bis zum maximalen Abschlag

Der Schwanz mit dem Hautsegel fungierte als Flugstabilisator. Ebenfalls zur Stabilisation beigetragen, haben die Ripplets auf der Flughautoberfläche. Von ihnen lösten sich während des Fluges kleine Wirbel ab, die als Kugellager für die obere Luftströmung gewirkt haben. Die Flügel konnten leichter durch die Luft gleiten, weil der Widerstand verkleinert wurde.

Wegen ihrer starken Ansatzflächen für Muskeln an Armen und Brustbein, wird angenommen dass die Langschwanzflugsaurier aktive Flieger (auch Kraftschlag, Schlagflug, Ruderflug) waren. Voraussetzung dafür ist, dass die Flügel wie Tragflächen geformt sind. Sie brauchen eine konvex gewölbte Oberfläche und eine konkave oder flache Unterseite. Bei einer Bewegung durch die Luft entsteht dabei oben ein Unterdruck und unten ein Überdruck. Die Luft strömt von unten nach oben um diesen Druckunterschied auszugleichen. Dabei entsteht Auftrieb, die Tragfläche oder der Flügel wird nach oben gedrückt. Je stärker die Fläche gewölbt ist, desto größer ist der Auftrieb.

Bei Flugsauriern wurde die Wölbung durch Muskelzug an den Aktinofibrillen in der Flughaut gesteuert. Mehr Wölbung bzw. Auftriebseffekt ließ sich aber durch Veränderung des Anstellwinkels des Propatagium oder/und Senken der Hinterbeine erzielen.



Abb. 25: Funktionsprinzip der Flughautverwölbung

## 7. Physiologische Besonderheiten

Durch den Fund von *Sordes pilosus* wurde die Vermutung, dass die Flugsaurier warmblütig waren untermauert. Bei diesem gut erhaltenen Fossil konnte man am ganzen Körper Pelz ausmachen.

Flugsaurier waren wahrscheinlich tagaktiv, das legen die großen Augen nahe. Außerdem gibt es bis jetzt keine Hinweise auf Echoortung. Das bedeutet aber auch, dass die Sonne voll auf die Flügel niederbrannte. Als Überhitzungsschutz könnten zum einen die bereits oben erwähnten Ribbles gedient haben. Das darunter liegende Schaumgewebe fungierte als Isolierschicht. Zur Wärmeengewinnung könnten bis zur unteren Blutgefäßschicht dringende Sonnenstrahlen genutzt worden sein.

## 8. Ernährung

Die meisten bekannten Langschwanzflugsaurier ernährten sich von Fisch oder andern marinen Lebewesen, aber auch von anderen nicht identifizierten Komponenten, die in Mageninhalten gefunden worden sind. (Abb. 26)

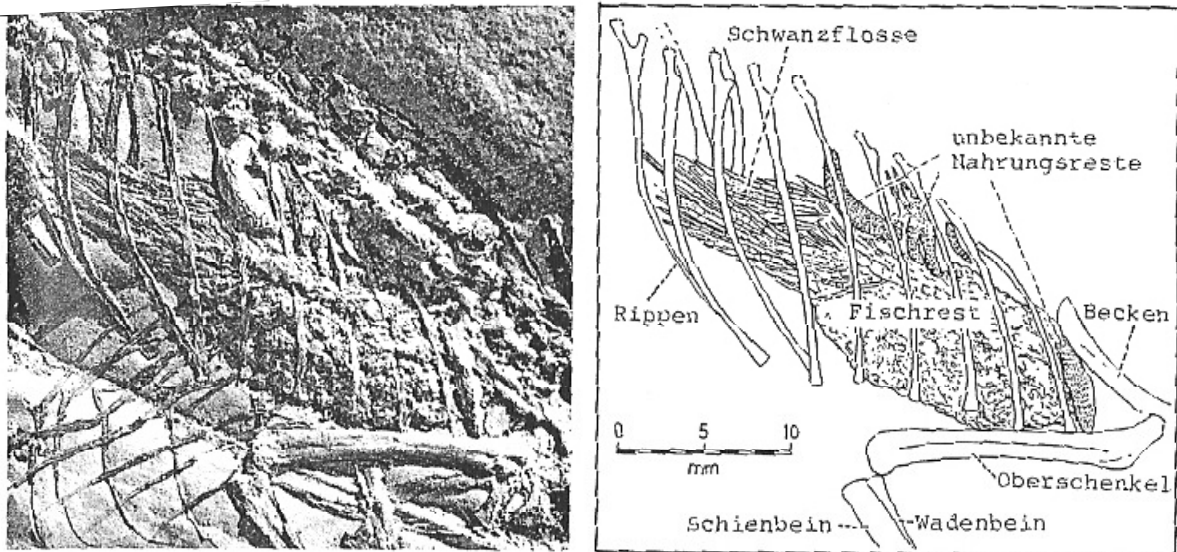


Abb. 26: Mageninhalt eines Rhamphorhynchus

Die Anurognathidae haben sich wohl nicht von Fisch ernährt, sondern eher von Insekten. Dafür spricht die breite Mundspalte, die Bezaahnung und der kurze, hohe Schädel, der kaum für Fischen aus dem Flug spricht.

## 9. Literaturquellen

Wellnhofer, Peter: Flugsaurier; Mosaik Verlag, München; 1993

Wellnhofer, Peter: Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands; Palaeontographica A 148; 1975

Wellnhofer, Peter: Zur Biologie der Flugsaurier; Natur Mus., Frankfurt 112; 278 – 291; 1982

Unwinn, David M.: The Pterosaurs – From deep time; Pi Press, New York; 2006

<http://de.wikipedia.org/wiki/Flugsaurier>

<http://www.leute.server.de/frankmuster/R/Rhamphorhynchoidea.htm>

<http://pterosaurier.de/psp-info.htm>

## 10. Bildquellen

Wellnhofer, Peter: Flugsaurier; Mosaik Verlag, München; 1993

Wellnhofer, Peter: Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands; Palaeontographica A 148; 1975

Wellnhofer, Peter: Zur Biologie der Flugsaurier; Natur Mus., Frankfurt 112; 278 – 291; 1982

<http://de.wikipedia.org/wiki/Flugsaurier>

<http://www.leute.server.de/frankmuster/R/Rhamphorhynchoidea.htm>

<http://pterosaurier.de/psp-info.htm>