

Flugsaurierreste aus der Osning-Formation (Unterkreide) von Nordwest-Deutschland

Pterosaur remains from the Osning Formation (Lower Cretaceous) of northwestern Germany

Jahn Jochen HORNUNG, Hannover

Mit 4 Abbildungen

Inhalt	Seite
1 Einleitung	5
2 Geologie	7
3 Allgemeine Erhaltung und Taphonomie	7
4 Systematische Paläontologie	8
5 Diskussion und Zusammenfassung	10
6 Extended English abstract	10
7 Danksagung	12
8 Literaturverzeichnis	12

verfasst von:

Dr. J. Hornung, Niedersächsisches Landesmuseum Hannover, Willy-Brandt-Allee 5,
30169 Hannover, Postanschrift: Fuhlsbüttler Str. 611, 22337 Hamburg,
E-Mail: jahn.hornung@yahoo.de

Zusammenfassung

Zwei Langknochenfragmente aus der Osning-Formation (Valanginium – Unteres Hauterivium) der Umgegend von Bielefeld werden Flugsauriern zugeordnet. Es handelt sich wahrscheinlich um das Fragment eines Femurs und eines Flugfinger-Gliedes. Eine weitere taxonomische Zuordnung ist aufgrund des Erhaltungszustands nicht möglich. Die Reste belegen das Vorkommen mittelgroßer Flugsaurier in diesem flachmarinen Ablagerungsraum und reihen sich in die immer noch spärlichen Nachweise dieser Gruppe in der tieferen Unterkreide Nordwest-Europas ein.

Schlüsselworte: Pterosauria, Osning-Formation, Unterkreide, Nordwesteuropa.

Keywords: Pterosauria, Osning Formation, Lower Cretaceous, northwestern Europe.

1 Einleitung

Die Überreste von Flugsauriern (Pterosauria) gehören in den meisten Formationen der Unterkreide Europas zu den ganz großen Seltenheiten. Überwiegend fragmentarische Reste sind vor allem aus England bekannt geworden (z. B. SEELEY 1870, UNWIN 2001, MARTILL et al. 2011, 2020, NAISH et al. 2013, RODRIGUES & KELLNER 2013). Aus der Unterkreide Norddeutschlands sind die Funde noch spärlicher (Abb. 1). Aus dem unteren Berriasium (Münder-Formation) Südniedersachsens beschrieb VON MEYER (1852) *Ctenochasma roemeri*, basierend auf einem heute verschollenen Unterkiefer (BENNETT 2007). Die Gattung ist aber inzwischen von zahlreichen gut erhaltenen Funden aus dem Tithonium von Süddeutschland und Nordost-Frankreich gut bekannt (BENNETT 2007). Ansonsten liegen aus dem oberen Berriasium (Bückeberg-Gruppe) der gleichen Region wenige Knochenfragmente (HORNING 2013, RADDATZ-ANTUSCH 2019), sowie ein Fährtenabdruck (eines Vorderfußes, erhalten als Gipsabguss, HORNING & REICH 2013) vor. Aus dem Untervalanginium Südniedersachsens konnte kürzlich ein Unterkieferfragment bekannt gemacht werden, dass sich der pterodactyloiden Gruppe der Anhangueria zuordnen lässt (ABEL et al. 2021). Die am besten erhaltenen Funde stammen aus dem Hauterivium der Gegend von Hannover (WILD 1990).

Es handelt sich um ein Unterkieferfragment und Teile des Flügelskeletts eines Individuums, welches als *Ornithocheirus wiedenrothi* WILD, 1990 beschrieben wurde. Das Material wurde kürzlich revidiert und einer neu aufgestellten Gattung, *Targaryendracō* PÉGAS, HOLGADO & LEAL (2019), zugeordnet, welche mit nahe verwandten Formen zu einer neuen Familie (Targaryendraconidae) und Gruppe (Targaryendraconia) zusammengefasst wurde (PÉGAS et al. 2019). Schließlich sind Flugsaurier auch durch Zahnfunde in Paläo-Karstspaltenfüllungen des Rheinischen Massivs (Barremium-Aptium von Balve, Sauerland, NRW) nachgewiesen worden (LANSER 2015). Bei dem Fund eines heute verlorenen Knochenfragments aus dem Grenzbereich Valanginium/Hauterivium des Hils (Südniedersachsen), das KOKEN (1883) als Metacarpale eines Flugsauriers („*Ornithocheirus hilsensis*“) beschrieb, handelte es sich höchstwahrscheinlich um die Zehenphalanx eines theropoden Dinosauriers (HORNING 2020).

Hier werden nun erstmals zwei Funde aus der Osning-Formation des Teutoburger Walds vorgestellt, die Flugsauriern zugeordnet werden können. Sie stammen aus historischen Aufsammlungen von W. ALTHOFF (vor 1930/31) und befinden sich in der Sammlung des Naturkundemuseums Bielefeld (NAMU).

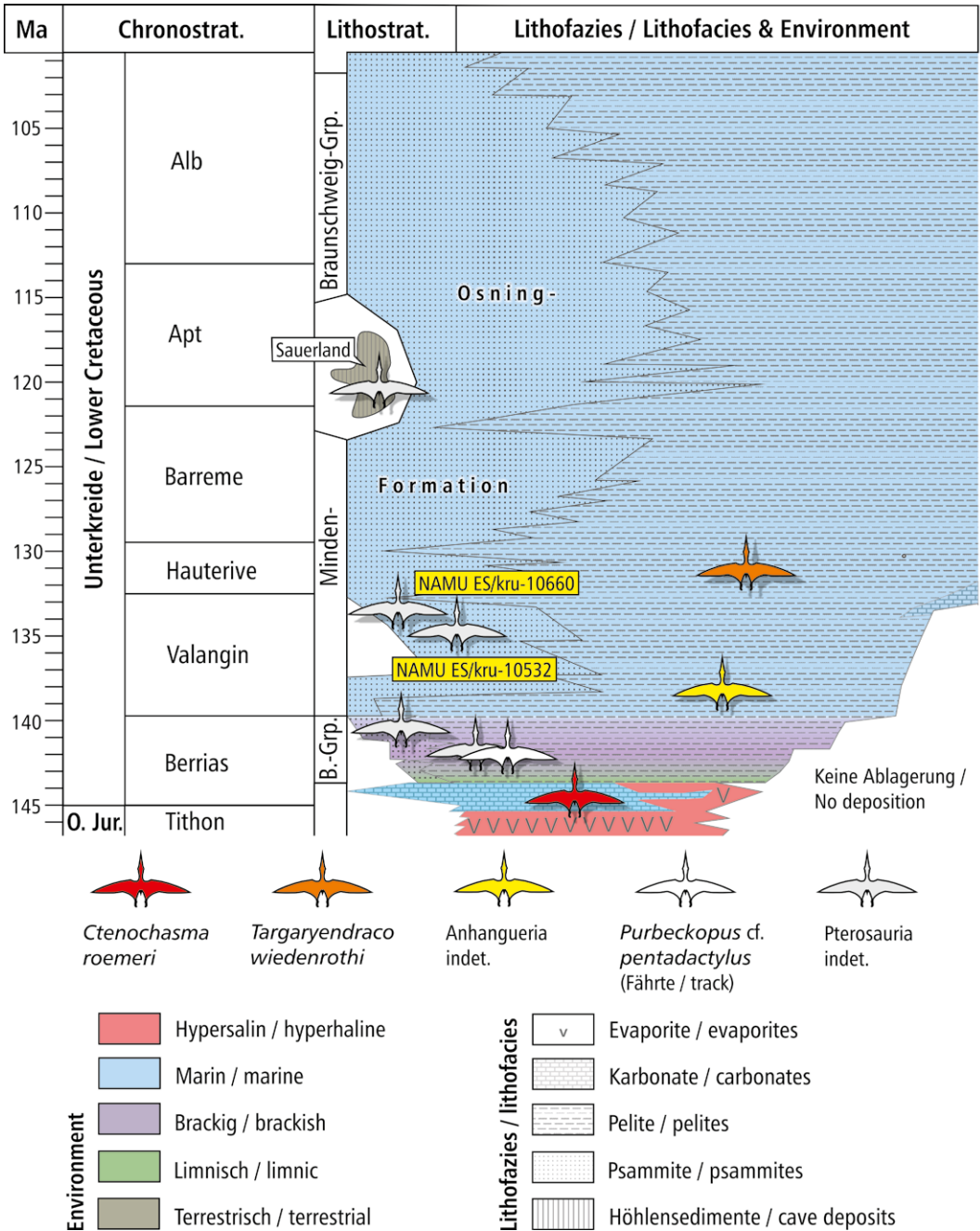


Abb. 1: Stratigraphische und fazielle Verbreitung von Flugsaurierfunden in der Unterkreide Nordwestdeutschlands. Die Funde aus Bielefeld sind mit ihren Katalognummern hervorgehoben. Stratigraphie und Fazies aus HORNUNG (2021), leicht verändert.

Fig. 1: Stratigraphic and facies distribution of pterosaur remains within the Lower Cretaceous succession of north-western Germany. The specimens from Bielefeld are marked with their accession numbers. Stratigraphy and facies from HORNUNG (2021), slightly modified.

2 Geologie

Die Osning-Formation (Valanginium-Albium) besteht größtenteils aus flachmarinen, küstennahen Sandsteinen, welche vom Nordrand des aufsteigenden Rheinischen Massivs in das Niedersächsische Becken geschüttet wurden (HENDRICKS & SPEETZEN 1983, MUTTERLOSE 1995). Diese wurden vor allem entlang der Osning-Störungszone herausgehoben und teilweise über jüngere Kreidesedimente überschoben. Sie bilden heute durch ihre Verwitterungsresistenz ein wichtiges Reliefelement des Teutoburger Waldes. Während die Aufschlüsse entlang dieses Höhenzuges oft reich an Fossilien von Wirbellosen sind, sind Wirbeltierfunde die Ausnahme und beschränkten sich bislang auf Fischreste (SCHMITZ 2003, HORNUNG 2021).

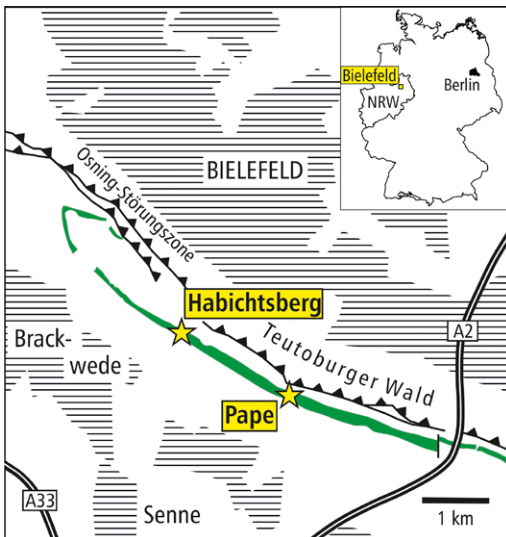


Abb. 2: Lage der Aufschlüsse „Habichtsberg, nahe Haus ‚Salem‘“ und „Pape am Ebberg“, südlich von Bielefeld. Grün: Ausstrich der Osning-Formation. Nach Geobasisinformationen im GEOPortal.NRW (<https://geoportal.nrw>, 2024), verändert.

Fig. 2: Location of the outcrops „Habichtsberg, near ‚Haus Salem‘ venue“ and „Pape am Ebberg“, south of Bielefeld. Green: exposure of the Osning Formation, „Osning-Störungszone“ = Osning Fault Zone. Geological information from GEOPortal.NRW (<https://geoportal.nrw>, 2024), modified.

Die beiden hier beschriebenen Knochenfragmente stammen aus zwei aufgelassenen Steinbrüchen südlich von Bielefeld, Nordrhein-Westfalen (Abb. 2):

1. Habichtsberg, nahe Haus „Salem“

Aufgelassener Steinbruch am Habichtsberg, ca. 1 km SE von Bielefeld-Gadderbaum ($51^{\circ} 59' 33.34''$ N, $8^{\circ} 32' 16.15''$ O). Fossilreiche, teilweise bioturbate, flachmarine, littorale Sandsteine der Osning-Formation, Oberes Valanginium (ALTHOFF 1930: Aufschluss „A“, MUTTERLOSE 1995: Aufschluss 13, KEITER 2015: Aufschluss 2.7).

2. Pape am Ebberg

Aufgelassener Steinbruch am Kamm des Ebbergs, ca. 300 W des Gasthauses „Eiserner Anton“, ca. 2,5 km S Bielefeld-Sieker ($51^{\circ} 58' 56.97''$ N, $8^{\circ} 34' 06.39''$ O). Fossilreiche, teilweise bioturbate, flachmarine, littorale Sandsteine der Osning-Formation, Oberes Valanginium bis Unteres Hauterivium (ALTHOFF 1931: Aufschluss „D“, MUTTERLOSE 1995: Aufschluss 15, Abb. 23; KEITER 2015: Aufschluss 2.9, Abb. 11). Das Material stammt aus „Schicht 9: 2,50 m bräunliche und rötliche, mit Eisenschalen durchzogene Sandsteine [mit] *Trigonia* sp., *Pecten* sp., *Pentacrinus* sp.“ nach ALTHOFF [1931].

3 Allgemeine Erhaltung und Taphonomie

Die Knochenreste liegen überwiegend als Steinkern der Markhöhle vor, mit wenigen, anhaftenden Resten des Cortex (Substantia compacta). Der Cortex ist zu einem weichen, leicht erodierenden Material mineralisiert. Die zylindrischen Knochenfragmente sind an beiden Enden abgebrochen und weisen zahlreiche Längs- und Querrisse, besonders von den abgesplitterten Enden her, auf. Allerdings sind sie kaum verdrückt, vermutlich aufgrund von frühzeitiger Verfüllung mit sandigem, wenig kompaktierbarem Sediment. Die Knochenwandung war offenbar bereits prädiagenetisch teilweise aufgebrochen, so dass die Zylinderform nicht mehr vollkommen geschlossen war.

Die Erhaltung steht im Einklang mit der Aufarbeitung der dünnwandigen Knochen im bewegten Flachwasser vor der Einbettung, welche zum Abbrechen der Gelenkenden führte, sowie zur Aufsplitterung der Röhrenknochen in Längsrichtung. Rasche und vor allem vollkommene Verfüllung des Innenraums resultierte dann aber in der weitgehenden Bewahrung des Querschnitts und der dreidimensionalen Struktur der Reste.

4 Systematische Paläontologie

Pterosauria KAUP, 1834

?Pterodactyloidea PLIENINGER, 1901

Gen. & sp. indet.

NAMU ES/kru-10532: fragmentarisches rechtes ?Femur

Fundort: Habichtsberg, Obervalanginium.

Beschreibung: Zylindrisches Langknochenfragment, an beiden Enden unvollständig. Soweit beobachtbar, ist der Querschnitt querelliptisch bis gerundet-rechteckig (Abb. 3E). Der Querschnitt verbreitert sich etwas in proximaler(?) Richtung. Die Längsachse des Knochenfragments ist schwach gekrümmt und geringfügig (10–20°) in sich verdreht. Die Fragmente des Cortex zeigen keine verwertbaren Details der Oberfläche. Im Querbruch ist erkennbar, dass er äußerst

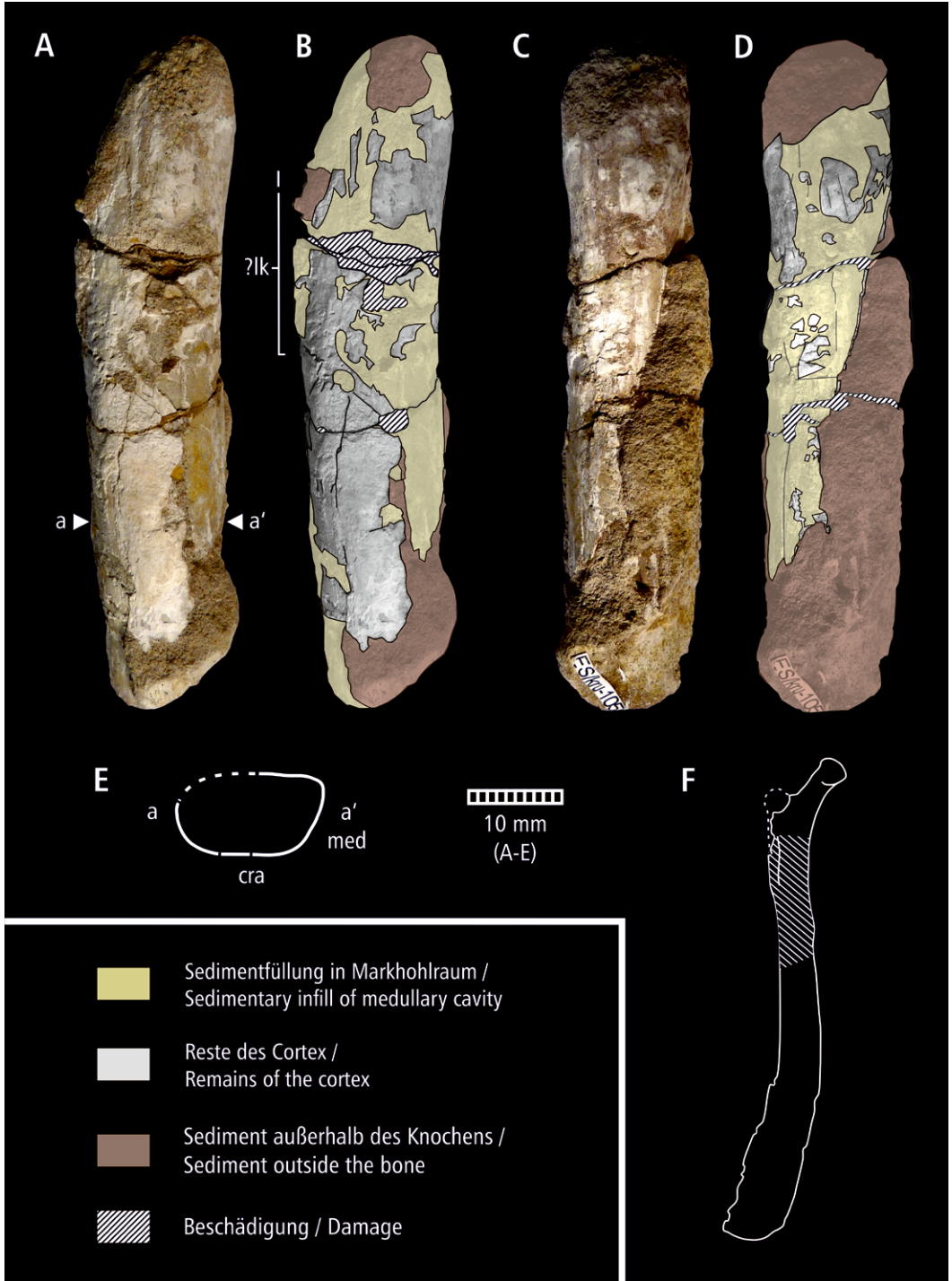
dünn ist (ca. 0,5 mm). Im proximolateralen(?) Bereich ist über eine Länge von etwa 20 mm die Basis eines schmalen, weggebrochenen, longitudinalen Kamms angedeutet (Abb. 3B: ?lk'). Eine interne Trabecularstruktur ist nicht erkennbar.

Der größte Durchmesser am distalen(?) Ende beträgt ca. 14 mm (?latero-medial), bzw. ca. 11–12 mm (?cranio-caudal) und am proximalen(?) Ende ca. 16 mm (?latero-medial), bzw. 14 mm (?cranio-caudal). Die erhaltene Gesamtlänge beträgt etwa 70 mm.

Interpretation: Die extreme Dünnwandigkeit des Cortex relativ zum Durchmesser des Knochenfragments spricht für eine Zuordnung zu einem Flugsaurier (z. B. WELLNHOFER 1978, MARTIN & PALMER 2014). Unvollständigkeit und Erhaltungszustand erschweren eine präzisere taxonomische und anatomische Einordnung. Soweit erkennbar ist die Morphologie, insbesondere die leichte Krümmung, Eindrehung und distale Expansion, mit dem proximalen Schaft des Femurs einiger Pterodactyloidea vergleichbar. Bei dem proximolateralen Kamm könnte es sich um den Knochengrat handeln der bei zahlreichen Flugsauriern vom großen Trochanter distal entlang des Femurschafts verläuft und häufig auch den kleinen Trochanter einschließt (Abb. 3F). NAMU ES/kru-10532 wird daher vorläufig als fragmentarisches, rechtes Femur eines mittelgroßen, nicht näher bestimmten, pterodactyloiden Flugsauriers aufgefasst.

Abb. 3A-E (rechte Seite): Pterosauria indet., NAMU ES/kru-10532, Osning-Fm. Obervalanginium, Habichtsberg bei Bielefeld. Fragmentarisches rechtes ?Femur in **A-B**: ?cranialer, **C-D**: ?medialer Ansicht. **E**: Rekonstruktion des Querschnitts bei a-a' in Fig. 3A. Abkürzungen: a-a' – Querschnittsline (Abb. 3E, 4C-D), cra – craniad, ?lk – longitudinaler, lateraler Kamm, med – medial. **F**: Rechtes (im Original linkes, Abbildung gespiegelt) Femur eines pteranodonten Flugsauriers aus der Oberkreide (Maastrichtium, Mocuio-Fm.) von Bentiaba, Angola (n. FERNANDES et al. 2022: Abb. 6b). Craniale Ansicht, der große Trochanter und das Distalende sind etwas beschädigt. Länge etwa 15,6 cm. Der NAMU ES/kru-10532 in etwa entsprechende Abschnitt ist mit Diagonalschraffur hervorgehoben.

Fig. 3A-E (right page): Pterosauria indet., NAMU ES/kru-10532, Osning Fm. Upper Valanginian, Habichtsberg, near Bielefeld. Fragmentary right ?femur in **A-B**: ?cranial, **C-D**: ?medial aspect. **E**: Reconstruction of the cross-section at the line a-a' in Fig. 3A. Abbreviations: a-a' – line of cross-section (Figs. 3E, 4C-D), cra – craniad, ?lk – longitudinal, lateral crest, med – medial. **F**: Right (originally left, the figure is mirrored) femur of a pteranodontian pterosaur from the Upper Cretaceous (Maastrichtian, Mocuio Fm.) of Bentiaba, Angola (after FERNANDES et al. 2022: fig. 6b, modified). Cranial aspect, the greater trochanter and the distal end are somewhat damaged. Length c. 15,6 cm. The section that corresponds to NAMU ES/kru-10532 is marked with diagonal hatching.



NAMU ES/kru-10660: fragmentarische ?Flugfinger-Phalanx

Fundort: Pape am Ebberg, Obervalanginium bis Unterhauterivium.

Beschreibung: Splitter eines zylindrischen, hohlen Langknochenfragments von etwa 52 mm erhaltener Länge (Abb. 4A–B). Beide Enden sind abgebrochen und der Cortex teilweise aufgesplittert und leicht disloziert eingebettet. Der Querschnitt ist nur teilweise erhalten, er lässt sich als gerundet-dreieckig im Umriss rekonstruieren, mit einer Höhe (dorsoventral?) von 9–10 mm bei einer Breite (anteroposterior?) von 18–20 mm (Abb. 4C–D). Der Cortex ist nur fragmentarisch erhalten, er ist proportional zum Durchmesser des Knochenfragments äußerst dünn. Soweit im Querbruch erkennbar, variiert seine Dicke zwischen ca. 0,4 und 0,8 mm.

Interpretation: Die extreme Dünnwandigkeit des Knochenfragments spricht für eine Zuordnung zu einem Flugsaurier (z. B. WELLNHOFER 1978, MARTIN & PALMER 2014). Auch hier ist eine weitere systematische oder anatomische Zuordnung durch den schlechten Erhaltungszustand erschwert. Ein gerundet-dreieckiger Querschnitt tritt typischerweise bei den Flugfinger-Phalangen (Fingerstrahl IV) pterodactyloider Flugsaurier auf (WELLNHOFER 1978). Es handelt sich um ein plesiomorphes Merkmal innerhalb der Gruppe, einige abgeleitete Untergruppen können allerdings aufgrund apomorpher Ausprägungen der Morphologie ausgeschlossen werden (vgl. FLETCHER & SALISBURY 2010). So ist der Cortex bei Dsungaripteriden proportional zum Querschnitt des Fingerglieds deutlich dickwandiger (YOUNG 1964, UNWIN et al. 1996). Soweit bekannt ist der Querschnitt bei Istiodactyliden ebenfalls dreieckig, allerdings sind die craniodorsale und die ventrale Flächen konkav statt konvex, so dass ein flacherer Querschnitt entsteht (HOOLEY 1913).

Davon ausgehend wird NAMU ES/kru-10660 vorläufig als Flugfinger-Phalanx eines basalen Pterodactyloiden interpretiert. Dafür spricht

auch die variable Dicke des Cortex, der an der cranialen Seite und an den Kanten des Schafetes wie bei dem vorliegenden Stück oft etwas verstärkt ist (MARTIN & PALMER 2014).

5 Diskussion und Zusammenfassung

Flugsaurierreste aus dem Valanginium-Hauterivium sind weltweit sehr rar (z. B. ABEL et al. 2021) und so bieten die – wenn auch fragmentarischen – Reste aus der Osning-Formation willkommene Ergänzungen zur bekannten Verbreitung dieser Reptiliengruppe. Die Dimensionen beider Knochenfragmente sprechen für eine Flügelspannweite von mehreren Metern der jeweiligen Individuen, welche keineswegs zum gleichen Taxon gehören müssen. Vergleichbare Ausmaße erreichte vielleicht der Erzeuger der *Purbeckopus*-Fährten im Berriasium und ggf. *Targaryendraco wiedenrothi* im Hauterivium Niedersachsens (HORNING & REICH 2013, PÉGAS et al. 2019). Der Unterkiefer aus dem Valanginium von Sachsenhagen weist auf ein deutlich kleineres Individuum hin, welches allerdings wohl nicht ausgewachsen war (ABEL et al. 2021). Flachmarine Ablagerungen bergen aufgrund günstiger Erhaltensbedingungen häufiger Flugsaurierreste und so ist ihr Vorkommen in der Osning-Formation nicht überraschend. Die Aussicht auf Neufunde sind allerdings aufgrund der erloschenen Abbautätigkeit in den zahlreichen Steinbrüchen entlang des Teutoburger Walds (s. KEITER 2015) geringer geworden.

6 Extended English abstract

Here two long-bone fragments from the Osning Formation (Valanginian – Lower Hauterivian) of the vicinity of Bielefeld, northwestern Germany, are described and referred to pterosaurs. The fragments probably represent parts of a femur and an incomplete wing-finger phalanx, respectively.

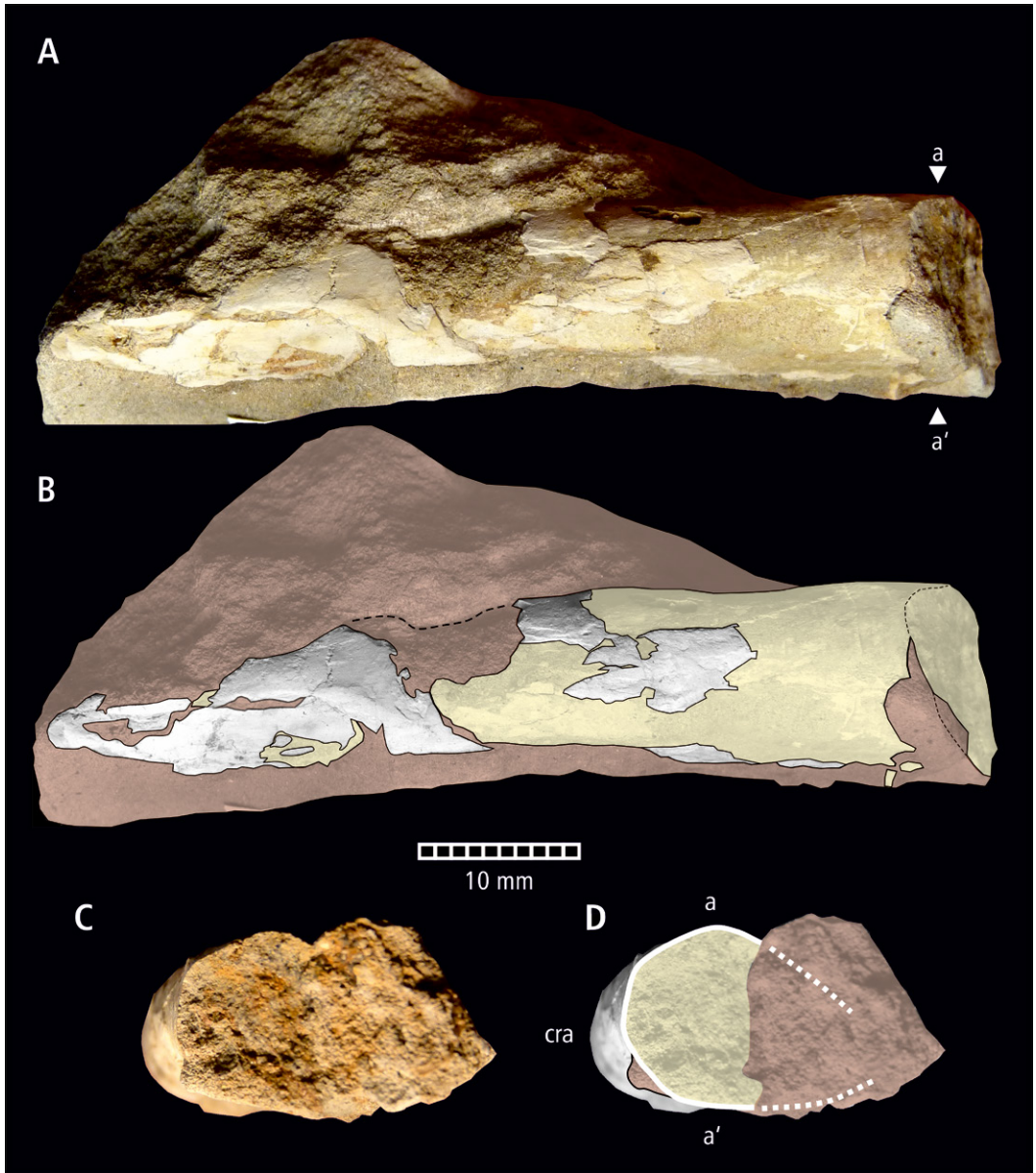


Abb. 4A-D: Pterosauria indet., NAMU ES/kru-10660, Osning-Fm. Obervalanginium bis Unterhauerivium, Pape am Ebberg bei Bielefeld. Fragmentarische ?Flugfinger-Phalanx in A-B: ?cranialer Ansicht, C-D: Querschnitt (bei a-a' in Abb. 4A). Abkürzungen und Symbole s. Abb. 3.

Fig. 4A-D: Pterosauria indet., NAMU ES/kru-10660, Osning Fm. Upper Valanginian to Lower Hauterivian, Pape am Ebberg, near Bielefeld. Fragmentary ?wing-finger phalanx in A-B: ?cranial aspect, and C-D: cross-section (at the line a-a' in Fig. 4A). For abbreviations and symbols see Fig. 3.

The preserved features indicate the presence of moderately to large-sized pterodactyloids. The morphology (cross-section) of the wing-finger phalanx is congruent with the plesiomorphic condition of the group, and potentially excludes at least some derived groups (dsungaripterids, istiodactylids) from closer relationship. A more detailed taxonomic assignment is hampered by the poor state of preservation. The remains are the first known pterosaur specimens from the shallow-marine, littoral deposits of the Osning Formation, and contribute to the still small limited record of this group in the Valangian-Hauterivian of northwestern Europe. Within the region of northern Germany, only *Targaryendraco wiedenrothi*, a targaryendraconid from the Hauterivian, and an undetermined anhanguerian from the Lower Valanginian, both from the wider area of Hannover, Lower Saxony, are known from fragmentary remains (PÉGAS et al. 2019, ABEL et al. 2021). Further material comprises a few skeletal remains and a footprint from the Berriasian of Lower Saxony (*Ctenochasma roemeri* VON MEYER 1852, BENNETT 2007, HORNUNG & REICH 2013, HORNUNG 2013, ABEL et al. 2021), as well as some teeth from the Barremian-Aptian of the Sauerland (North-Rhine Westphalia, LANSER 2015).

7 Danksagung

Für hilfreiche Kommentare zum Manuskript bedanke ich mich bei den Herren Mark Keiter, Bielefeld und Sven Sachs, Engelskirchen. Bei meiner Frau, Anna, bedanke ich mich für die beständige Unterstützung, die mir die Fertigstellung dieser Arbeit ermöglichte.

8 Literaturverzeichnis

- ABEL, P., HORNUNG, J. J., KEAR, B. P. & SACHS, S. (2021): An anhanguerian pterodactyloid mandible from the lower Valanginian of Northern Germany, and the German record of Cretaceous pterosaurs. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **66 (Suppl. zu 3)**: S. S5–S12.
- ALTHOFF, W. [1930]: [Profillisten des Osningsandsteins bei Bielefeld] Aufschluss A. 2 S. – Unveröff. Manusk. (NAMU).
- ALTHOFF, W. [1931]: [Profillisten des Osningsandsteins bei Bielefeld] Aufschluss D (2. Auflage). 2 S. – Unveröff. Manusk. (NAMU).
- BENNETT, S. C. (2007): A review of the pterosaur *Ctenochasma*: taxonomy and ontogeny. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **245(1)**: S. 23–31.
- FERNANDES, A. E., MATEUS, O., ANDRES, B., POLCYN, M. J., SCHULP, A. S., GONÇALVES, A. O. & JACOBS, L. L. (2022): Pterosaurs from the Late Cretaceous of Angola. – *Diversity*, **14(9)**: 741 <https://doi.org/10.3390/d14090741>.
- FLETCHER, T. L. & SALISBURY, S. W. (2010): New pterosaur fossils from the Early Cretaceous (Albian) of Queensland, Australia. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30(6)**: S. 1747–1759.
- HENDRICKS, A. & SPEETZEN E. (1983): Der Osnings-Sandstein im Teutoburger Wald und im Egge-Gebirge (NW-Deutschland) - ein marines Sediment aus der Unterkreide-Zeit. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde*, **45(1)**: S. 1–11.
- HOOLEY, R. W. (1913): On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*: an Ornithosaur from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). – *Quarterly Journal of the Geological Society*, **96**: S. 372–422.

- HORNUNG, J. J. [2013]: Contributions to the Palaeobiology of the Archosaurs (Reptilia: Diapsida) from the Bückeberg Formation („Northwest German Wealden“ – Berriasian-Valanginian, Lower Cretaceous) of northern Germany. 400 S. – Unveröff. Dissertation, Univ. Göttingen, <http://dx.doi.org/10.53846/goediss-4192>
- HORNUNG, J. J. (2020): Comments on „*Ornithochirus hilsensis*“ Koken, 1883 – one of the earliest dinosaur discoveries in Germany. – *Palarch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, **17**(1): S. 1–12.
- HORNUNG, J. J. (2021): Pycnodonte Fische (Actinopterygii: Pycnodontiformes) in der Unterkreide von Norddeutschland – Diversität und palökologische Beziehungen. – *Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld* **58**: S. 4–77.
- HORNUNG, J. J. & REICH, M. (2013): The first record of the pterosaur ichnogenus *Purbeckopus* in the late Berriasian (Early Cretaceous) of Northwest Germany. – *Ichnos*, **20**: S. 164–172.
- KAUP, J. J. (1834): Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. – *Isis*, **27**: S. 311–315.
- KEITER, M. (2015): Historische Steinbrüche im Osning-Sandstein zwischen Halle und Oerlinghausen (Mittlerer Teutoburger Wald) – Aufschlusslage und tektonisches Inventar. – *Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld* **53**: S. 30–51.
- LANSER, K.-P. (2015): Nachweise von Pterosauriern aus einer unterkreidezeitlichen Karstfüllung im nördlichen Sauerland (Rheinisches Schiefergebirge, Deutschland). – *Geologie und Paläontologie in Westfalen*, **87**: S. 93–117.
- KOKEN, E. (1883): Die Reptilien der norddeutschen unteren Kreide. – *Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft*. **35**: S. 735–827.
- MARTILL, D. M., SWEETMAN, S., WITTON, M. (2011): Pterosaurs. In: BATTEN, D. J. (Hrsg.): *English Wealden Fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils* **14**, S. 370–390. – London (Wiley).
- MARTILL, D. M., GREEN, M., SMITH, R. E., JACOBS, M. L. & WINCH, J. (2020): First tapejarid pterosaur from the Wessex Formation (Wealden Group: Lower Cretaceous, Barremian) of the United Kingdom. – *Cretaceous Research*, **113**: 104487, DOI: 10.1016/j.cretres.2020.104487
- MARTIN, E. G. & PALMER, C. (2014): Air space proportion in pterosaur limb bones using computed tomography and its implications for previous estimates of pneumaticity. – *Plos One*, **9**(5): e97159, DOI: 10.1371/journal.pone.0097159
- VON MEYER, C. E. H. (1852): *Ctenochasma Römeri*. – *Palaeontographica*, **2**: S. 82–84.
- MUTTERLOSE, J. (1995): Die Unterkreide-Aufschlüsse des Osning-Sandsteins (NW-Deutschland) – ihre Fauna und Lithofazies. – *Geologie und Paläontologie in Westfalen*, **36**: S. 5–85.
- NAISH, D., SIMPSON, M. & DYKE, G. (2013): A new small-bodied azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of England and its implications of pterosaur anatomy, diversity and phylogeny. – *Plos One*, **8**(3): e58451, DOI: 10.1371/journal.pone.0058451

- PÊGAS, R. V., HOLGADO, B. & LEAL, M. E. C. (2019): On *Targaryendraco wiedenrothi* gen. nov. (Pterodactyloidea, Pteranodontoidea, Lanceodontia) and recognition of a new cosmopolitan lineage of Cretaceous toothed pterodactyloids. – *Historical Biology*, **33**(8): S. 1266–1280, DOI: 10.1080/08912963.2019.1690482
- PLIENINGER, F. (1901): Beiträge zur Kenntniss der Flugsaurier. – *Palaeontographica*, **48**: S. 65–90.
- RADDATZ-ANTUSCH, M. (2019): Geologie und Paläontologie der unterkreidezeitlichen Sandsteine des Bückebergs bei Obernkirchen (Niedersachsen). – *Naturhistorica*, **161**: S. 7–98.
- RODRIGUES, T. & KELLNER A. W. A. (2013): Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. – *Zookeys*, **308**: S. 1–112, DOI: 10.3897/zookeys.308.5559
- SCHMITZ, L. (2003): Fischzähne (Neoselachii; Actinopterygii) aus dem Unter-Barremian von NW-Deutschland. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **227**(2): S. 175–199.
- SEELEY, H. G. (1870): The Ornithosauria, an elementary study of the bones of pterodactyles, made from fossil remains found in the Cambridge Upper Greensand, and arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. xii+135 S. – Cambridge (Deighton, Bell, and Co.).
- UNWIN, D. M. (2001): An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. – *Fossil Record*, **4**: S. 189–221.
- UNWIN, D. M., MANABE, M., SHIMIZU, K. & HASEGAWA, Y. (1996): First record of pterosaurs from the Early Cretaceous Tetori Group: a wing-phalanx from the Amagodani Formation in Shokawa, Gifu Prefecture, Japan. – *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series C: Geology and Palaeontology*, **22**: S. 37–46.
- WELLNHOFER, P. (1978): Pterosauria. *Handbuch der Palaeoherpetologie*, Teil 19. 82 S. – Lutherstadt Wittenberg (Gustav Fischer Verlag).
- WILD, R. (1990): Ein Flugsaurierrest (Reptilia, Pterosauria) aus der Unterkreide (Hauterive) von Hannover (Niedersachsen). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **181**: S. 241–254.
- YOUNG, C. C. (1964): On a new pterosaurian from Sinkiang, China. – *Vertebrata Palasiatica*, **8**: S. 221–255.