



A pterosaur from the Toarcian (Early Jurassic) of the Ardennes (northeastern France)

Eric Buffetaut, Bernard Gibout, Danielle Drouin

► To cite this version:

Eric Buffetaut, Bernard Gibout, Danielle Drouin. A pterosaur from the Toarcian (Early Jurassic) of the Ardennes (northeastern France). *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, 2009, CG2010 (L01), pp.1-6. hal-00458144

HAL Id: hal-00458144

<https://hal.science/hal-00458144>

Submitted on 19 Feb 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**A pterosaur from the Toarcian (Early Jurassic)
of the Ardennes (northeastern France)**
**[Un ptérosaure dans le Toarcien (Jurassique inférieur)
des Ardennes (NE de la France)]**

Eric BUFFETAUT¹

Bernard GIBOUT²

Danielle DROUIN³

Abstract: A pterosaur tibia-fibula is described from Toarcian shales ("Marne de Flize") near the city of Charleville-Mézières (Ardennes, northeastern France). The morphology of this element, especially the reduced fibula partially fused to the tibia, suggests that it belongs to the rhamphorhynchid *Dorygnathus*, which is well represented in the Toarcian Posidonienschiefer of Germany and has also been reported from the Toarcian of Nancy (eastern France).

Key Words: Pterosauria; *Dorygnathus*; tibia; fibula; Toarcian; Ardennes; France.

Citation: BUFFETAUT E., GIBOUT B. & DROUIN D. (2010).- A pterosaur from the Toarcian (Early Jurassic) of the Ardennes (northeastern France) [Un ptérosaure dans le Toarcien (Jurassique inférieur) des Ardennes (NE de la France)].- *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, Brest, Letter [Note brève] 2010/01 (CG2010_L01)

Résumé : Un tibia-fibula de ptérosaure est décrit en provenance de schistes argileux toarciens ("Marne de Flize") à proximité de la ville de Charleville-Mézières (Ardennes, NE de la France). La morphologie de cet élément, en particulier la fibula réduite partiellement fusionnée au tibia, suggère qu'il appartient au rhamphorhynchidé *Dorygnathus*, bien représenté dans les Posidonienschiefer d'Allemagne et aussi signalé dans le Toarcien de Nancy (Est de la France).

Mots-Clefs : Pterosauria ; *Dorygnathus* ; tibia ; fibula ; Toarcien ; Ardennes ; France.

English version

Introduction

Compared with neighbouring countries, such as Germany and England, the Liassic pterosaur record from France is very poor (MAZIN *et alii*, 2001). Apart from a few fragments of hollow bones from the Hettangian of Hettange (Meuse) reported by TERQUEM (1846), GERVAIS (1848-1852) and TERQUEM & PIETTE (1862), it consists mainly of a partial skeleton of *Dorygnathus* cf. *banthensis* from the Toarcian of Nancy (Meurthe-et-Moselle) described by DELSATE & WILD

(2000). Therefore, any new discovery is worth recording. The present paper describes an isolated tibia-fibula from the Toarcian of the Ardennes, in northeastern France, which apparently can be referred to the genus *Dorygnathus*.

Geographical and geological setting

The specimen was discovered in 1983 by one of us (D.D.) in the course of excavations carried out by the Association Minéralogique et Paléontologique de Bogny-sur-Meuse at a fossil locality at "La Croisette", in the southern suburbs of the city of Charleville-Mézières (Arden

¹ CNRS (UMR 8538), Laboratoire de Géologie de l'École Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75231 Paris Cedex 05 (France)

eric.buffetaut@sfr.fr

² 44 rue de la queue des prés, 08120 Bogny-sur-Meuse (France);

Musée des Minéraux, Roches et Fossiles des Ardennes, 08120 Bogny-sur-Meuse (France)

a-m-p-b.association@wanadoo.fr

Manuscript online since September 30, 2009

³ 24 rue de la Meuse, 08120 Bogny-sur-Meuse (France)

Manuscript online since February 15, 2010 [Manuscrit en ligne depuis le 15 Février 2010]

nes). There, Toarcian shales ("schistes carton") had been exposed by excavations for a shopping centre (the locality is now covered by a car park). The finely bedded blue-grey shales are locally known as the "Marne de Flize". At La Croisette, they contained limestone lenses up to one metre in thickness, the upper surface of which was covered with belemnite rostra, sometimes associated with fish scales and teeth. The shales contained abundant fossils, including plants, bivalves, ammonites (*Harpoceras*, *Dactylioceras*), teuthoids, crustaceans, fishes and ichthyosaur vertebrae.

The "Marne de Flize" is referred to the early Toarcian (Tenuicostatum and Serpentinum zones according to MOUTERDE, 1980). It is therefore coeval with the Posidonienschiefer of southern Germany, which have yielded abundant fossil vertebrates, including pterosaur remains belonging to the genera *Dorygnathus* and *Campylognathoides* (WELNHOFER, 1991; BARRETT *et alii*, 2008). Vertebrate remains (fishes, ichthyosaurs, plesiosaurs) have been known for a long time from the Marne de Flize (SAUVAGE & BUVIGNIER, 1842; THIRIET, 1894).

Systematic description

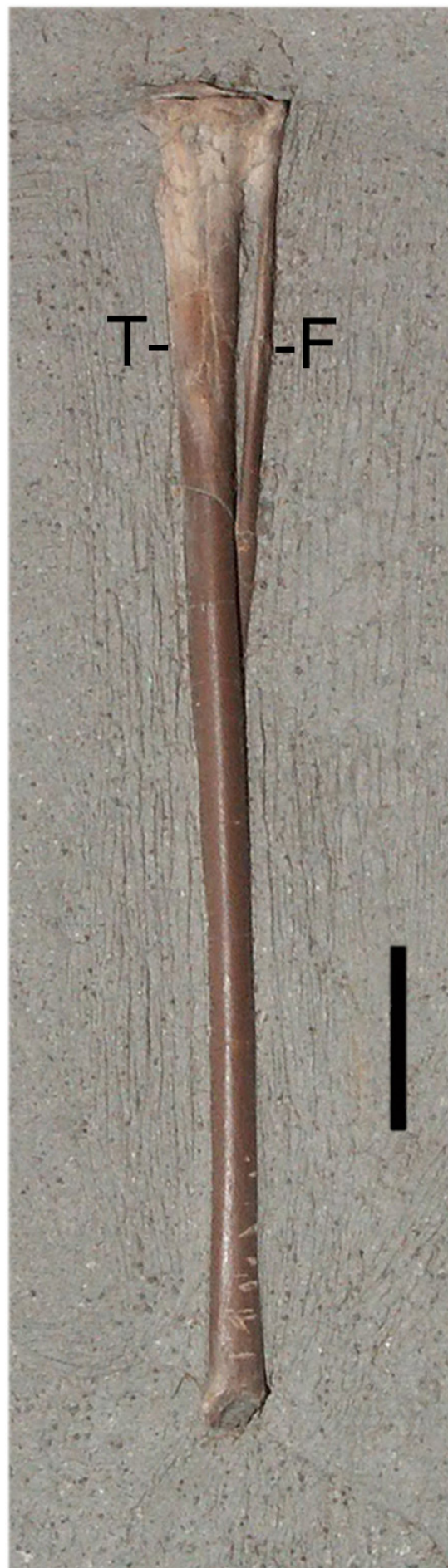
Pterosauria KAUP, 1834

Rhamphorhynchidae SEELEY, 1870

cf. *Dorygnathus* WAGNER, 1860

The specimen (Musée des Minéraux, Roches et Fossiles des Ardennes, Bogny-sur-Meuse, n° A479) is a right tibia and fibula, preserved on a slab of grey shale and visible in posterior view (Fig. 1). The preservation is generally good, with little crushing. The distal end is missing, the cross-section at the level of the break shows that the shaft is hollow. The tibia is completely straight and 72 mm in length as preserved. Its width is greatest proximally (7.7 mm) and gradually decreases distally; it increases again slightly just before the distal break. The proximal articular surface (Fig. 2) slopes slightly in a posterior direction. It is surrounded by a prominent rim and forms two concave areas to accommodate the distal condyles of the femur. The rim is thickened and raised in its anterior part, forming a small cnemial crest. A weak ridge is visible on the medial margin of the tibial shaft, a few millimetres distal to the proximal end.

► **Figure 1:** Tibia-fibula of a pterosaur (*Dorygnathus* sp.) from the Toarcian of La Croisette, near Charleville-Mézières (Ardennes, northeastern France), Musée des Minéraux, Roches et Fossiles des Ardennes, Bogny-sur-Meuse, n° A479. The specimen is seen in posterior view on a slab of shale (Marne de Flize). F: fibula; T: tibia. Scale bar: 10 mm. [Figure 1 : Tibia-fibula de ptérosaure (*Dorygnathus* sp.) du Toarcien de La Croisette, près de Charleville-Mézières (Ardennes), Musée des Minéraux, Roches et Fossiles des Ardennes, Bogny-sur-Meuse, n° A479. Spécimen visible en vue postérieure sur une plaque de schiste argileux (Marne de Flize). T : tibia ; F : fibula. Barre d'échelle : 10 mm.]





◀ **Figure 2:** Tibia-fibula of a pterosaur (*Dorygnathus* sp.) from the Toarcian of La Croisette, near Charleville-Mézières (Ardennes, northeastern France), Musée des Minéraux, Roches et Fossiles des Ardennes, Bogny-sur-Meuse, n° A479. Close-up of the proximal part in posteroproximal view. Cc: cnemial crest; F: fibula; T: tibia. Scale bar: 10 mm. [Figure 2 : Tibia-fibula de ptérosaure (*Dorygnathus* sp.) du Toarcien de La Croisette, près de Charleville-Mézières (Ardennes), Musée des Minéraux, Roches et Fossiles des Ardennes, Bogny-sur-Meuse, n° A479. Détail de la partie proximale en vue postéro-proximale. Cc : crête cnémienne ; F : fibula ; T : tibia. Barre d'échelle : 10 mm.]

The fibula is a thin bone that is fused to the lateral side of the tibia proximally, then separates from it for about 17 mm, leaving a narrow interosseous space between the two bones, and then meets the tibia again and fuses with it so that it can no longer be distinguished. The visible part of the fibula is thus about one-third the length of the tibia. The proximal head of the fibula is distinct from that of the tibia and forms a flat, square facet.

The elongate, straight tibia with the fibula partly fused to it is characteristic of relatively advanced pterosaurs, such as rhamphorhynchids. In contrast, more basal forms, including Triassic forms and some Liassic pterosaurs, retain an unfused fibula (see WELLNHOFER, 1991; BUFFETAUT, 1996). Three pterosaur taxa have been described from the Toarcian of Europe. *Parapsicephalus purdoni*, from Yorkshire (NEWTON, 1888), which possibly is assignable to *Dorygnathus* (UNWIN, 2003), is known from a single skull, so that comparison with the bone from the Ardennes is not

possible. Two other pterosaur genera, *Dorygnathus* and *Campylognathoides*, are known from the Posidonienschiefer of Germany (WELLNHOFER, 1991; BARRETT *et alii*, 2008). According to PADIAN (2008b, p. 102), *Campylognathoides* "is relatively unusual among pterosaurs in that its fibula normally extends to the ankle [...] and ends in a rounded, slightly expanded tip". This

is clearly different from the condition seen in the specimen from the Ardennes, in which the fibula is largely fused to the tibia and has no free distal tip. In this respect, specimen A479 is much more similar to the tibia-fibula of adult specimens of *Dorygnathus*. As noted by PADIAN (2008a, p. 56), "in most specimens [of *Dorygnathus*] the tibia and fibula are fused at the

proximal end and for a distance of nearly the distal two-thirds of the shaft", and there is an "interosseous space" between them along the proximal third. This is exactly the condition seen in the bone from La Croisette. Some specimens from Germany show strong similarities with the bone from the Ardennes, in particular among the material kept in the Petrefakten-sammlung Banz in northern Bavaria, originally described by THEODORI (1852) and revised by PADIAN & WILD (1992). Specimens PSB 766 and PSB 767 are tibiae-fibulae which are virtually identical to A479 (see THEODORI, 1852, pl. 2, fig. 17; PADIAN & WILD, 1992, pl. 4, fig. 8 and pl. 5, fig. 7). It therefore seems legitimate to refer the isolated bone from La Croisette to the genus *Dorygnathus*. According to PADIAN's recent revision (PADIAN, 2008a), all known specimens of *Dorygnathus* can probably be placed in the single species *D. banthensis*. The specimen from the Ardennes may well belong to this species, but because of its fragmentary character it seems preferable not to identify it beyond the genus level.

Interestingly, the only other pterosaur specimen from the Toarcian of France hitherto identified with some accuracy, an incomplete skeleton from Nancy, was also referred to *Dorygnathus* (DELSATE & WILD, 2000). However, the tibia and fibula are not preserved in that specimen, so that no comparison can be made with A479.

Conclusion

The presence of an isolated skeletal element of a flying reptile in the Toarcian locality of La Croisette, which has mainly yielded fossils of marine organisms and of plants, is hardly surprising. A large part of the known pterosaur remains have been discovered in marine sediments, and it is clear that many of these animals had a mode of life linked to marine environments (WELLNHOFFER, 1991), probably comparable to that of sea birds. It is likely that the isolated limb element found at La Croisette dropped to the sea floor from a floating carcass, which lost body parts as it gradually decayed, a process that has been studied by SCHÄFER (1962) on recent vertebrates. The missing distal end of the tibia may suggest the activity of a predator or scavenger.

Although it is only an isolated skeletal element, the pterosaur specimen from La Croisette can be identified with some accuracy as belonging in all likelihood to the genus *Dorygnathus*. This is the second record of this taxon from the French Toarcian. It confirms that the shales of this age in eastern France, which in many respects closely resemble the Posidonien-schiefer of Germany, well known for their remarkably preserved fossils, are a potential source of interesting vertebrate specimens, including pterosaurs.

Acknowledgments

Thanks to Attila ÖSİ, Kenneth CARPENTER and Nestor SANDER for their useful comments.

Version française

Introduction

Par rapport à des pays voisins comme l'Allemagne et l'Angleterre, les données concernant les ptérosaures du Lias de France sont très maigres (MAZIN *et alii*, 2001). À part quelques fragments d'os creux de l'Hettangien d'Hettange (Meuse) signalés par TERQUEM (1846) et GERVAIS (1848-1852), il s'agit principalement d'un squelette incomplet de *Dorygnathus* cf. *banthensis* du Toarcien de Nancy (Meurthe-et-Moselle) décrit par DELSATE & WILD (2000). Toute nouvelle découverte mérite donc d'être signalée. Le présent article décrit un tibia-fibula du Toarcien des Ardennes, dans le Nord-Est de la France, qui peut apparemment être attribué au genre *Dorygnathus*.

Cadre géographique et géologique

Le spécimen a été découvert en 1983 par l'une d'entre nous (D.D.) au cours de fouilles entreprises par l'Association Minéralogique et Paléontologique de Bogny-sur-Meuse sur un gisement fossilifère situé à "La Croisette", à la périphérie sud de la ville de Charleville-Mézières (Ardennes). Les "schistes carton" du Toarcien y avaient été mis à l'affleurement par des travaux de terrassement pour la construction d'un centre commercial (le site est actuellement recouvert par un parking). Ces schistes argileux gris-bleu finement feuilletés sont connus localement sous le nom de "Marne de Flize". À La Croisette, ils contenaient des lentilles calcaires pouvant atteindre un mètre d'épaisseur, dont la partie supérieure était pétrie de rostrés de bélemnites, parfois associés à des écailles et dents de poissons. Les niveaux marneux contenaient en abondance des fossiles, à savoir des plantes, des bivalves, des ammonites (*Harpoce-ras*, *Dactylioceras*), des teuthoïdes, des crustacés, des poissons et des vertèbres d'ichthyosaures.

La "Marne de Flize" est attribuée au Toarcien inférieur (zones à *Tenuicostatum* et *Serpentinum* selon MOUTERDE, 1980). Elle est donc contemporaine des Posidonien-schiefer d'Allemagne du Sud, qui ont livré d'abondants vertébrés fossiles, dont des restes des ptérosaures *Dorygnathus* et *Campylognathoides* (WELLNHOFFER, 1991 ; BARRETT *et alii*, 2008).

Des restes de vertébrés (poissons, ichthyosaures, plésiosaures) ont été signalés depuis longtemps dans la Marne de Flize (SAUVAGE & BUVIGNIER, 1842 ; THIRIET, 1894).

Description systématique

Pterosauria KAUP, 1834
 Rhamphorhynchidae SEELEY, 1870
 cf. *Dorygnathus* WAGNER, 1860

Le spécimen (Musée des Minéraux, Roches et Fossiles des Ardennes, Bogny-sur-Meuse, n° A479) se compose d'un tibia et d'une fibula droits, conservés sur une plaque de schiste argileux gris et visibles en vue postérieure (Fig. 1). La conservation est dans l'ensemble bonne, avec peu d'écrasement. L'extrémité distale est manquante, la section transversale au niveau de la cassure montre que l'os est creux. Le tibia est un os tout à fait droit, d'une longueur en l'état de 72 mm. Sa largeur maximum (7,7 mm) est à l'extrémité proximale, elle décroît graduellement en direction distale ; elle augmente de nouveau juste avant la cassure distale. La face articulaire proximale (Fig. 2) est légèrement inclinée en direction postérieure. Elle est entourée par un rebord surélevé et forme deux concavités qui recevaient les condyles distaux du fémur. Le rebord est épaissi et relevé dans sa région antérieure, formant une petite crête cnémienne. Une faible crête est visible sur la marge médiale de la diaphyse, quelques millimètres distalement à l'extrémité proximale.

La fibula est un os mince qui est fusionné au côté latéral du tibia proximement, puis s'en sépare sur une longueur d'environ 17 mm, laissant un étroit espace entre les deux os, avant de rencontrer de nouveau le tibia et de fusionner avec lui de sorte que la fibula ne peut plus être distinguée. La partie visible de la fibula représente ainsi à peu près un tiers de la longueur du tibia. L'extrémité proximale de la fibula est distincte de celle du tibia et forme une facette plane de contour quadrangulaire.

Le tibia droit et allongé avec la fibula partiellement fusionnée à lui est caractéristique des ptérosaures relativement évolués tels que les Rhamphorhynchidae (alors que les formes plus primitives, à savoir celles du Trias et quelques ptérosaures du Lias, conservent une fibula non fusionnée). Trois taxons de ptérosaures ont été décrits du Toarcien d'Europe. *Parapsicephalus purdoni*, du Yorkshire (NEWTON, 1888), qui appartient peut-être au genre *Dorygnathus* (UNWIN, 2003), n'est connu que par un crâne, de sorte qu'aucune comparaison n'est possible avec le spécimen des Ardennes. Deux genres de ptérosaures, *Dorygnathus* et *Campylognathoides*, sont connus dans les Posidonien-schiefer d'Allemagne (WELNHOFER, 1991 ; BARRETT *et alii*, 2008). Selon PADIAN (2008b, p. 102), *Campylognathoides* "is relatively unusual among pterosaurs in that its fibula normally extends to the ankle [...] and ends in a rounded, slightly expanded tip". Cela est clairement différent de ce que l'on observe chez le spécimen des Ardennes, où la fibula est largement fusionnée au tibia et n'a pas d'extrémité distale

libre. À cet égard, le fossile de La Croisette ressemble beaucoup plus au tibia-fibula de spécimens adultes de *Dorygnathus*. Comme le note PADIAN (2008a, p. 56), "in most specimens the tibia and fibula are fused at the proximal end and for a distance of nearly the distal two-thirds of the shaft", et il existe un "espace interosseux" entre les deux os dans la partie proximale. C'est là exactement ce que l'on observe sur le spécimen de La Croisette. Certains spécimens allemands montrent de grandes ressemblances avec l'os des Ardennes, en particulier parmi le matériel conservé dans la Petrefaktensammlung Banz dans le Nord de la Bavière, décrit à l'origine par THEODORI (1852) et révisé par PADIAN et WILD (1992). Les spécimens PSB 766 et PSB 767 sont des tibias-fibulas qui sont pratiquement identiques au spécimen ardennais A479 (voir THEODORI, 1852, pl. 2, fig. 17 ; PADIAN & WILD, 1992, pl. 4, fig. 8 et pl. 5, fig. 7). Il semble donc justifié de rapporter l'os isolé de La Croisette au genre *Dorygnathus*. Suivant PADIAN (2008a), tous les spécimens connus de *Dorygnathus* peuvent probablement être placés dans l'unique espèce *D. banthensis*. Le spécimen des Ardennes pourrait bien appartenir à cette espèce, mais à cause de son caractère fragmentaire il semble préférable de ne pas l'identifier au-delà du niveau du genre.

On peut noter que le seul autre spécimen de ptérosaure du Toarcien de France jusqu'ici identifié avec une certaine précision, un squelette incomplet provenant de Nancy, a aussi été rapporté à *Dorygnathus* (DELSATE & WILD, 2000). Toutefois, le tibia et la fibula ne sont pas conservés sur ce spécimen, qui ne peut donc être comparé à A479.

Conclusion

La présence d'un élément squelettique isolé d'un reptile volant dans le gisement toarcien de La Croisette, qui par ailleurs a livré principalement des fossiles d'organismes marins (à l'exception des plantes), n'est guère surprenante. Une grande partie des restes connus de ptérosaures a été découverte dans des sédiments marins, et il est clair que beaucoup de ces animaux avaient un mode de vie lié aux environnements marins (WELNHOFER, 1991), probablement comparable à celui d'oiseaux de mer. Il est probable que le fragment de membre isolé trouvé à La Croisette est tombé au fond de la mer après s'être détaché d'un cadavre flottant, qui perdait des parties du corps à mesure qu'il se décomposait lentement, processus qui a été étudié par SCHÄFER (1962) sur des vertébrés actuels. L'extrémité distale manquante pourrait suggérer l'intervention d'un prédateur ou d'un charognard.

Bien qu'il ne s'agisse que d'un élément squelettique isolé, le spécimen de ptérosaure de La Croisette peut être identifié avec une certaine précision comme appartenant au genre *Dory-*

gnathus. C'est la deuxième mention de ce taxon dans le Toarcien français. Le spécimen ardennais confirme que les schistes argileux de cette étage dans l'Est de la France, qui ressemblent à bien des égards aux Posidonien-schiefer d'Allemagne, bien connus pour leurs fossiles remarquablement conservés, sont une source potentielle d'intéressants restes de vertébrés, y compris de groupes relativement rares tels que les ptérosaures.

Remerciements

Merci à Attila ÖSI, Kenneth CARPENTER et Nestor SANDER pour leurs utiles commentaires.

Bibliographic references - Références bibliographiques

- BARRETT P.M., BUTLER R.J., EDWARDS N.P. & MILNER A.R. (2008).- Pterosaur distribution in time and space: an atlas.- *Zitteliana*, München, vol. B28, p. 61-107.
- BUFFETAUT E. (1996).- The "ornithurine" from the Lower Cretaceous of Changji, Xinjiang (China): bird or pterosaur?.- *Cretaceous Research*, London, vol. 17, n° 4, p. 505-508.
- DELSATE D. & WILD R. (2000).- Première découverte d'un reptile volant déterminable (Pterosauria, *Dorygnathus* cf. *banthensis*) du Toarcien inférieur (Jurassique inférieur) de Nancy (Lorraine, France).- *Bulletin de l'Académie Lorraine des Sciences*, Nancy, vol. 39, p. 3-14.
- GERVAIS P. (1848-1852).- Zoologie et paléontologie françaises.- Arthus Bertrand, Paris, 271 p.
- KAUP J.J. (1834).- Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen.- *Isis von Oken*, Jena, Jahrgang 1834, p. 311-316.
- MAZIN J.M., BUFFETAUT E. & BILLON-BRUYAT J.-P. (2001).- A review of French pterosaurs.- *Strata*, Toulouse, (Série 1), vol. 11, p. 66-69.
- MOUTERDE R. (1980).- Flize (Marne ou Cendre de).- *Mémoires du BRGM*, Orléans, vol. 103, p. 71-72.
- NEWTON E.T. (1888).- On the skull, brain, and auditory organ of a new species of pterosaurian (*Scaphognathus Purdoni*) from the Upper Lias near Whitby, Yorkshire.- *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, vol. 179, p. 503-537.
- PADIAN K. (2008a).- The Early Jurassic pterosaur *Dorygnathus banthensis* (THEODORI, 1830).- *Special Papers in Palaeontology*, London, vol. 80, p. 1-64.
- PADIAN K. (2008b).- The Early Jurassic pterosaur *Campylognathoides* STRAND, 1928.- *Special Papers in Palaeontology*, London, vol. 80, p. 65-107.
- PADIAN K. & WILD R. (1992).- Studies of Liassic Pterosauria, I. The holotype and referred specimens of the Liassic pterosaur *Dorygnathus banthensis* (THEODORI) in the Petrefak-tensammlung Banz, northern Bavaria.- *Palaeontographica A*, Stuttgart, vol. 225, p. 59-77.
- SAUVAGE C. & BUVIGNIER A. (1842).- Statistique minéralogique et géologique du département des Ardennes.- Trécourt, Mézières, 554 p.
- SCHÄFER W. (1962).- Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee.- Valdemar Kramer, Frankfurt am Main, 666 p.
- SEELEY H.G. (1870).- The Ornithosauria: an elementary study of the bones of pterodactyls.- Deighton, Bell and Co., Cambridge, 135 p.
- TERQUEM O. (1846).- Observations sur le Lias du département de la Moselle.- *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Département de la Moselle*, Metz, vol. 4, p. 17-53.
- TERQUEM O. & PIETTE E. (1862).- Le Lias inférieur de l'Est de la France comprenant la Meurthe, la Moselle, le Grand-Duché de Luxembourg, la Belgique et la Meuse.- *Mémoires de la Société géologique de France*, Paris, (2e série), vol. 8, 175 p.
- THEODORI C. (1852).- Ueber die *Pterodactylus* Knochen im Lias von Banz.- *Berichte des naturforschenden Vereins zu Bamberg*, vol. 1, p. 17-44.
- THIRIET A. (1894).- Recherches géologiques sur le Lias de la bordure sud-ouest du massif ardennais.- Anciaux, Charleville, 223 p.
- UNWIN D.M. (2003).- On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs.- *Geological Society, London, Special Publications*, vol. 217, p. 139-190.
- WAGNER A. (1860).- Bemerkungen über die Arten von Fischen und Sauriern, welche im untern wie im obern Lias zugleich vorkommen sollen.- *Sitzungsberichte der Königlischen Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, München, 1860, p. 36-52.
- WELNHOFER P. (1991).- The illustrated encyclopedia of pterosaurs.- Salamander Books, London, 192 p.