

А. Г. ШАРОВ

## НОВЫЕ ЛЕТАЮЩИЕ РЕПТИЛИИ ИЗ МЕЗОЗОЯ ҚАЗАХСТАНА И КИРГИЗИИ

Во время сборов ископаемых насекомых в отложениях юрского озера в Карагату (Казахстан) и в речных триасовых отложениях в Фергане (Киргизия) мною найдены остатки различных мелких рептилий, среди которых две относятся к летающим формам. В печати о них уже кратко сообщалось (Шаров, 1966). Одна из них — рамфоринх из семейства Dimorphodontidae, другая — представитель нового семейства из отряда Pseudosuchia.

Выражаю свою искреннюю признательность всем специалистам герпетологам, давшим мне ценные советы: Л. П. Татаринову (Палеонтологический институт АН СССР), Л. И. Хозацкому (Ленинградский государственный университет), И. С. Даревскому (Зоологический институт АН СССР), М. Рейхелю (M. Reichel, Базельский университет, Швейцария) и М. К. Гехту (M. K. Hecht, Американский музей естественной истории, Нью-Йорк, США).

### НОВЫЙ РАМФОРИНХ ИЗ ВЕРХНЕЙ ЮРЫ ҚАРАТАУ

Остатки птерозавров весьма редки на территории СССР. Из юрских отложений Карагату был известен лишь фрагментарный остаток рамфоринха *Batrachognathus volans* Riabinin (Рябинин, 1948). Кроме еще одного экземпляра этого вида, в тех же отложениях был найден другой рамфоринх, описание которого дается ниже.

### О Т Р Я Д RHAMPHORHYNCHOIDEI

#### СЕМЕЙСТВО DIMORPHODONTIDAE SEELEY, 1870

##### Род *Sordes* Sharov, gen. nov.

Родовое название от *sordes* — лат. — нечисть.

Типовой вид — *Sordes pilosus* sp. nov.

Диагноз. Длина черепа превышает высоту приблизительно в 3,5 раза. Не более семи пар зубов в верхней и шести пар — в нижней челюсти. Зубы нижней челюсти, за исключением передней пары, наклонены назад, верхней — вперед. Тулowiще короткое, не превышает по дли-

не предплечье и запястье, вместе взятые. Шейные позвонки массивные, их ширина в 1,5 раза превышает длину. Шейные ребра длиннее шейных позвонков. Плечевая кость длиннее бедра, почти прямая по наружному краю. Дельтовидный отросток плечевой кости не превышает ее толщину на середине длины и не отделен выемкой от головки плечевой кости. Кости предплечья более чем в 1,5 раза длиннее плечевых. Пястная кость летательного пальца менее чем вдвое толще остальных пястных костей. Пальцы I—III на крыльях равны по длине. Когти тонкие, резко изогнутые, с глубокой выемкой по внутреннему краю. Любая из фаланг летательного пальца значительно короче предплечья. Подвздошные кости узкие, более чем в два раза длиннее седалищных. Предлобковые кости впереди сужены и образуют короткий симфиз. Их латеральные края с выступом. Метатарзальная кость V пальца — грушевидной формы. V палец в разогнутом состоянии достигает основания когтевых фаланг I—IV пальцев. Хвост значительно длиннее летательного пальца, слегка уплощен и расширен в дистальной  $\frac{1}{4}$  длины. Ромбовидный кожный лоскут на конце хвоста, характерный для *Rhamphorhynchus*, отсутствует.

#### Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. По небольшому числу зубов, массивным шейным позвонкам, короткому туловищу, относительной длине плеча, предплечья и фаланг летательного пальца, слабому развитию пястной кости летательного пальца, узким и идущим далеко вперед подвздошным костям, короткому симфизу и наличию боковых выступов у предлобковых костей род *Sordes* близок к роду *Scaphognathus* Wagner, 1861, из верхнеюрских сланцев Баварии (Золенгофен), от которого отличается менее изогнутой плечевой костью, с более коротким и не отделенным выемкой дельтовидным отростком, равными по длине I—III пальцам передней конечности, более тонкими и длинными когтями этих пальцев, более коротким бедром по сравнению с плечевой костью и более узкими предлобковыми костями, боковые выступы которых расположены дальше от симфиза.

#### *Sordes pilosus* Sharov, sp. nov.

Рис. 1—2; табл. IV, фиг. 1, табл. V, фиг. 1—2

Название вида от *pilosus* — лат. — волосатый.

Голотип — ПИН, № 2585/3; почти полный скелет с сохранившимся отпечатком покровов тела и летательной перепонки; Михайловка (Аулэ) Алгабасского района Чимкентской области Казахской ССР, в 100 км к северу от г. Чимкента; верхняя юра; табл. IV, фиг. 1; табл. V, фиг. 1.

Диагноз. Предкогтевая фаланга I пальца длиннее таковых II и III пальцев. Когти короче предкогтевых фаланг. Метатарзальные кости I—III пальцев равны по длине. Предкогтевые фаланги II—III пальцев ступни одинаковой длины.

Размеры (в мм). Длина черепа голотипа около 80, высота на границе глазничной и предглазничной ям — 20, ширина нижней челюсти на том же уровне — 5. Длина туловища — 90, лопатки — 24, коракоида — 22, плечевой кости — 40, предплечья — 68, пясти — 15; предкогтевых фаланг I—III пальцев соответственно — 11, 9, 8; I—IV фаланг летательного пальца, соответственно, 46, 52, 52 и 33. Размах крыльев около 700—760. Длина подвздошных костей 30; расстояние от их переднего конца до седалины вертлужной впадины 21. Длина бедра 33, голени 50, ступни 35, метатарзальных костей I—III пальцев 14, предкогтевых фаланг этих же пальцев 9, то же IV пальца 12 и 6. Длина 1—3 фаланг V пальца равна соответственно 10, 7 и 7. Длина хвоста 220, толщина на середине его длины 2,5, на конце — до 5.

**З а м е ч а н и я.** *S. pilosus* интересен прежде всего тем, что благодаря тонкозернистой породе, в которую он был заключен, помимо скелета сохранился отпечаток покровов тела и перепонки крыльев. *S. pilosus* имел густой волосяной покров (табл. IV, фиг. 1; табл. V, фиг. 1a). Хотя наличие волосяного покрова у рамфоринхов отмечалось и прежде (Goldfuss, 1831; Broili, 1927), однако полное представление о его густоте, распределении на теле и придатках впервые дает *S. pilosus*. Длинные густые и довольно толстые волосы покрывали все тело, причем, судя по изгибу отдельных волосков и пучков, они были достаточно эластичны. Волосы имелись также и на перепонке крыльев, пальцах и перепонке между пальцами ног, хотя здесь они были более редкие и короткие. Основание хвоста также было покрыто волосами, но остальная его часть, видимо, была голой. Наиболее длинные волосы, покрывающие тело, достигали 6 мм.

Хорошая сохранность отпечатка перепонки крыльев позволяет проследить ее точные границы (рис. 1; табл. V, фиг. 1a). Задний край крыльев, когда они расправлены, находился кзади от основания хвоста на расстоянии, приблизительно равном длине голени. Таким образом, у *S. pilosus* ширина крыльев была во всяком случае не меньше, чем у птеродактилей (рис. 2) и значительно больше, чем на прежних реконструкциях рамфоринхов (Broili, 1927; Brown, 1943; Августа, Буриан, 1961). Задний край обоих крыльев был единым, и, видимо, только при сложенных крыльях границу правого и левого крыла можно определить по небольшой выемке, которая на фотографии (табл. V, фиг. 1a) и рис. 1 отмечена стрелкой. В этом месте перепонка покрыта более частыми и грубыми волосками. Никакой складки в этом месте не наблюдается.

Интересно отметить, что хвост смещен от этой выемки влево, причем какие-либо следы, указывающие на его отрыв от перепонки, отсутствуют. Это показывает, что у рамфоринхов хвост был обособлен от перепонки крыльев. Поскольку хвост выполнял роль балансира и руля, такая обособленность кажется вполне оправданной.

Основным каркасом для перепонки крыльев, помимо пальцев, служили ноги. У голотипа согнутые под прямым углом бедра и голени (рис. 1) располагаются целиком в области перепонки. Видимо, такое положение они занимали и при полете. При сложенных крыльях по обеим сторонам от выемки образовывались крыловые складки, видимые в виде двух темных выступов, расположенных симметрично от срединной выемки, в основании ступней. Видимо, при передвижении по субстрату перепонка в этих складках как-то предохранялась от повреждений. Возможно, что для этого служил крюковидный V палец, функцией которого считается поддержка и растяжка заднего края перепонки крыла при полете (Хозацкий, Юрьев, 1964). У голотипа *S. pilosus* фаланги этого пальца на обеих ногах ориентированы однотипно: от короткой грушевидной пястной кости отходит длинная 1-я фаланга, косо идущая по тыльной стороне пястных костей I—IV пальцев; под острым углом к ней располагается 2-я фаланга, также проходящая по тыльной стороне запястья, а под тупым углом к последней почти параллельно 1-й фаланге проходит 3-я, лишенная когтя. Видимо, таким было и прижизненное положение фаланг этого пальца, который своим крючком сжимал и фиксировал складку крыла на тыльной стороне ступни. Отсутствие когтя, видимо, также находится в прямой связи с такой функцией, ибо коготь мог повредить перепонку крыла.

Особенности строения крыльев рамфоринхов свидетельствуют о том, что эти животные обладали еще несовершенным полетом, причем они были, видимо, преимущественно планирующими формами. Подтверждением этому служит не только большая поверхность крыльев, но и наличие длинного хвоста, который как раз характерен для планирующих жи-

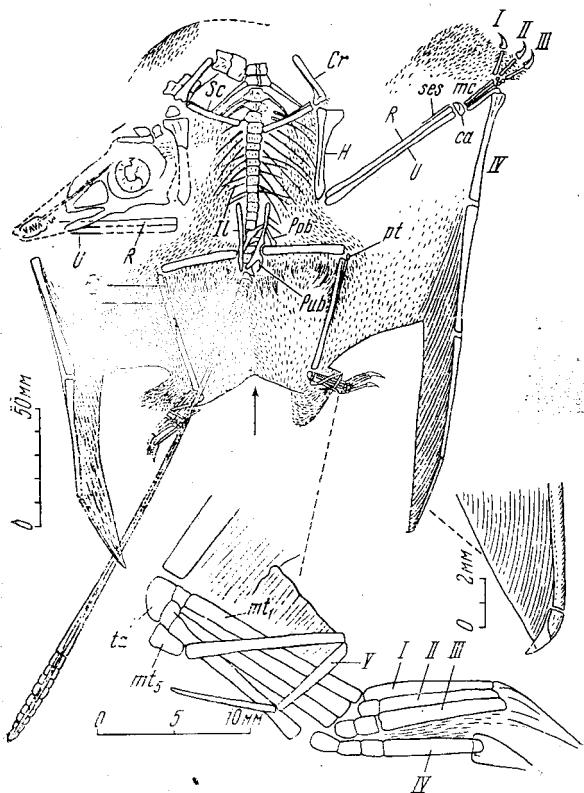


Рис. 1. *Sordes pilosus* sp. nov.  
Голотип, № 2585/3; детали  
строения конечностей

ca — запястные кости;  
Cr — коракоид;  
Fi — малая берцовая кость;  
H — плечевая кость;  
Il — подвздошная кость;  
mc — пястные или метакарпаль-  
ные кости;  
mt — плюсневые или метатар-  
зальные кости;  
Pub — лобковая кость;  
Ppb — предлобковая кость;  
pt — коленная кость;  
R — лучевая кость;  
Sc — лопатка;  
ses — сесамовидная кость;  
ta — предплюсневые кости;  
Ti — большая берцовая кость;  
U — локтевая кость;  
I — V — фаланги

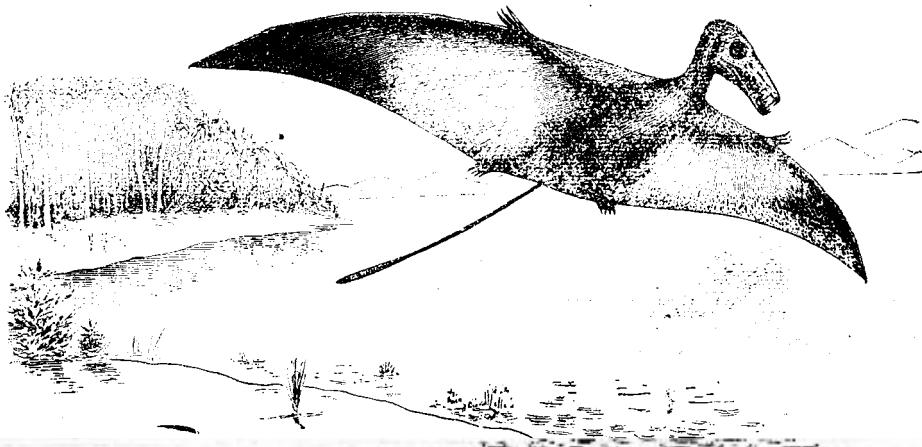


Рис. 2. Реконструкция *S. pilosus* sp. nov.

вотных. Археоптерикс, полет которого был преимущественно планирующим, имел длинный хвост. Среди насекомых планерами были *Palaeodictyoptera*, обладавшие также длинными хвостовыми придатками (церками). У птеродактилей совершенствование летательного аппарата и переход к активному полету вызвали редукцию хвоста и V пальца ног, поддерживающего перепонку при планировании. Интересно, что и у насекомых появление активного полета сопровождалось редукцией хвостовых придатков.

Между II и III пальцами ног сохранился отпечаток перепонки, покрытой редкими волосами. Широко распространенное мнение о способности рамфоринхов плавать едва ли оправдано. Массивная голова при коротком туловище, длинные крылья и хвост едва ли могли быть у плавающих форм, тем более что намокание резко снижало бы аэродинамические качества крыльев. Перепонка между пальцами, видимо, служила не для плавания, а для опоры при передвижении по мелководному или стому грунту, который, кстати, был весьма распространен вдоль береговой линии юрского Карагандинского озера, в том числе и в пункте, где найдены остатки рамфоринхов (Геккер, 1948). Возможно, что перепонки при полете увеличивали поверхность тела, а также служили в качестве рулей.

Новый вид дает представление о некоторых интересных особенностях строения скелета рамфоринхов. Оказалось, что у них имеется короткая 5-я фаланга и коготь летательного пальца (рис. 1; табл. V, фиг. 1б). Ранее считалось, что у птерозавров эта фаланга и коготь исчезли. По крайней мере три проксимальных хвостовых позвонка несут поперечные отростки.

Как отмечают Т. Эдингер (Edinger, 1927) и О. Кун (Kuhn, 1963), головной мозг птерозавров был уже настолько же развит, как у нынешних птиц, в то время как верхнеюрский *Archaeopteryx* имел мозг, еще типичный для рептилий. У птерозавров кости были уже пневматизированы. Наличие волосяного покрова, как отмечалось многими исследователями, свидетельствует о том, что птерозавры были теплокровными. Качественно птерозавры не в меньшей, а пожалуй, даже в большей степени обособились от рептилий, чем археоптерикс. По мнению Куна, птерозавры не являются в строгом смысле рептилиями. Мне кажется, имеются все основания для повышения таксономического ранга *Pterosauria*, т. е. для выделения их в особый класс (Kuhn, 1967).

Материал. Кроме голотипа, один неполный скелет с отпечатком покровов из того же местонахождения, № 2470/1 (табл. V, фиг. 2), отличающийся от голотипа лишь несколько меньшими размерами (на 1/10) и принадлежавший, видимо, более молодой особи.

## СВОЕОБРАЗНАЯ ЛЕТАЮЩАЯ РЕПТИЛИЯ ИЗ НИЖНЕГО ТРИАСА ФЕРГАНЫ

Отложения мадыгенской свиты, в которых найдена описываемая ниже рептилия, по-видимому, речные. Вместе с остатками трех других рептилий в этих же отложениях были найдены многочисленные остатки растений, преимущественно хвощей, различные рыбы — палеонискоиды, один вид двоякодышащей рыбы (Воробьев, 1967) и большое число отпечатков насекомых. По Т. А. Сикстель (1962, стр. 285), «морфологические особенности растений мадыгенского времени позволяют предполагать, что они произрастали в условиях континентального климата с достаточно резкими сезонными колебаниями». Остатки рептилий были заключены в тонкой слоистой глине, благодаря чему сохранился не только скелет, но и отпечаток покровов тела и его придатков. К сожалению,

то, при захоронении голова повернулась вокруг своей оси на 180°, вследствие чего череп (рис. 4, A; табл. VI, фиг. 1б) ориентирован вентиляционной поверхностью, хотя тело животного видно со спинной стороны. Удалось изолировать череп с дорсальной стороны невозможнно из-за смятия и сгущения костей при сжатии породы. Строение таза, однако, удалось изучить более подробно. Идущие далеко вперед подвздошные кости свидетельствуют о том, что эта рептилия скорее всего относится к отряду Pseudosuchia.

## ОТРЯД PSEUDOSUCHIA

### СЕМЕЙСТВО PODOPTERYGIDAE SHAROV, FAM. NOV.

Типовой род — *Podopteryx* gen. nov.

**Диагноз.** Голова удлиненная, на конце заостренная; ее длина превышает ширину более чем в три раза. Орбиты крупные. Шея длинная, составляет около  $\frac{2}{3}$  длины туловища. Семь шейных позвонков. Шейные ребра длинные. Поперечные отростки туловищных позвонков в длину равны или даже превосходят ширину позвонков. Имеются брюшные ребра. Спинные ребра не обнаружены; они или не сохранились, или редуцировались, или не отличимы от брюшных. Передние ноги сравнительно короткие: плечо и предплечье вместе короче расстояния от плечевого до тазобедренного суставов. Подвздошные кости широкие, идущие далеко вперед параллельно позвоночнику. Имеется предветлужный выступ. Кости конечностей пневматизированы. Малая и большая берцовые кости короткие; каждая из них в длину равна или больше расстояния от плечевого до тазобедренного суставов. Бедренная кость на дистальном конце с отростком. Малая берцовая кость очень тонкая, слита с большой берцовой. Метатарзальные кости сравнительно короткие, более чем в два раза короче голени. I палец стопы укорочен, но не отставлен в сторону. Длина когтя достигает середины первой фаланги II пальца. Наиболее длинный — IV палец. Хвост длинный, не менее чем в 1,5 раза длиннее головы и туловища, вместе взятых; в основании толстый, с широкими плавниками, поперечные отростки которых направлены косо назад. Начиная с 10—11-го позвонка лишены отростков, их длина в 2—3, а к концу хвоста в 5—7 раз больше ширины. Хвостовых позвонков более 30. Между хвостом, бедром и туловищем, а также между бедром, голенью и основанием хвоста имеется перепонка. Между плечом, бедром и туловищем она опоясывалась тонкими покровными косточками типа брюшных ребер.

**Сравнение.** По необычайно длинным задним ногам, длинному хвосту, слиянию малой берцовой кости с большой и пневматичности костей конечностей Podopterygidae близки к Scleromochlidae Woodward из верхнего триаса Англии, от которого отличается более длинной головой и шеей, более короткими метатарзальными косточками и менее редуцированным I пальцем задних ног.

**Замечания.** Наличие летательной перепонки между задними ногами и основанием хвоста и превращение задних конечностей в крылья выражает своей необычностью. А. Вудвард (Woodward, 1907) предполагал, что *Scleromochlus* был приспособлен к бегу или прыжкам на задних конечностях. Позже Ф. Гюне (Huene, 1914) высказал мысль, которая затем упоминалась в сводках (Хозацкий, Юрьев, 1964; Hoffstetter, 1955; Romer, 1966), что легкое тело и приспособленные к карабканию и прыжкам конечности указывают на способность *Scleromochlus* к парашютированию. Гюне считал, что *Scleromochlus* имел складку кожи на передних конечностях и в других местах, но он, видимо, даже не предполагал, что такая складка могла быть между задними конечностями и основанием хвоста. Однако, судя по строению задних ног *Scleromochlus*, с большей долей

вероятности можно предполагать, что он, подобно *Podopteryx*, имел такую же перепонку, хотя его полет был, видимо, менее совершенен.

*Scleromochlus* иногда рассматривается как ближайший родственник предков птерозавров. Теперь, после находки *Sordes pilosus*, ясно, что эволюция птерозавров шла в ином направлении, чем эволюция *Podopterygidae* и *Scleromochlidae*. У птерозавров задние конечности не претерпели удлинения в той степени, как у представителей этих двух семейств. Бедро и голень у них значительно короче туловища, и конец бедра, отведенного вперед, не достигает уровня плечевого пояса. У птерозавров удлинение испытывали передние конечности, причем преимущественно предплечье и IV палец. I палец задних ног, хорошо развитый у птерозавров, укорочен у *Podopterygidae* и *Scleromochlidae*. Наоборот, V палец, от которого у *Podopterygidae* отходит задний край перепонки, у птерозавров (рамфоринхов) развит слабее, свободный и служит для растягивания и поддержки перепонки. Метатарзальная косточка V пальца у птерозавров короткая, в то время как у *Scleromochlidae* и *Podopterygidae* — длинная. Наконец, в отличие от *Podopterygidae*, а также, вероятно, и *Scleromochlidae* летательная перепонка птерозавров была обособлена от хвоста. Таким образом, летательный аппарат *Podopterygidae* и *Scleromochlidae* был образован иными компонентами, чем у птерозавров. Это еще один вариант летательного аппарата, возникший у этой группы триасовых рептилий независимо, хотя возможно, что у них и птерозавров были общие предки, обладавшие зачаточной летательной перепонкой между телом, передними и задними конечностями.

Другой вариант летательного аппарата, аналогичный таковому у современных ящериц рода *Draco* (сем. *Agamidae*), в котором перепонка натянута между удлиненными спинными ребрами, описан из верхнего триаса Англии (Robinson, 1962, 1967) и Сев. Америки (Colbert, 1963, 1966) у ящериц семейства *Kuehneosauridae* Kuhn, 1964, причем посткраниальные кости у представителей этого семейства не были пневматичны. Однако, как отмечают оба автора, какая-либо филогенетическая связь между *Kuehneosauridae* и *Draco* отсутствует. У *Kuehneosauridae* все спинные ребра удлинены и растягивают перепонку, в то время как у *Draco* эту роль выполняет лишь несколько пресакральных ребер. Таким образом, в эволюции рептилий было по крайней мере пять вариантов крылатых форм, из которых только один, представленный у птиц, оказался наиболее совершенным, проявившимся как ароморфоз.

### Род *Podopteryx* Sharov, gen. nov.

Родовое название от *podes* — греч. — нога, *pteros* — греч. — крыло.

Типовой вид — *P. mirabilis* sp. nov.

Диагноз. Задние рога подъязычного аппарата длинные, составляющие  $\frac{2}{3}$  наибольшей ширины головы. Метатарзальная кость V пальца задних ног в 3 раза длиннее первой фаланги того же пальца. Последняя равна по длине второй фаланге. Поперечные отростки второго постсакрального позвонка направлены назад.

Видовой состав. Типовой вид.

#### *Podopteryx mirabilis* Sharov, sp. nov.

Рис. 3—5; табл. VI, фиг. 1

Видовое название от *mirabilis* — лат. — удивительный.

Голотип — ПИН, № 2584/8; скелет и отпечаток летательной перепонки и части кожного покрова почти целого животного; местонахождение Джайляучо, урочище Мадыген, Ляйлякский район, Ошская обл. Киргиз-

Описание. Голень в 1,3 раза длиннее бедра. Расстояние между ложными впадинами равно наибольшей ширине головы. У пальца ног короче третьего. Наиболее длинные хвостовые позвонки по длине наиболее длинным шейным. На голотипе сохранился отпечаток не только летательной перепонки, но и участков кожи, покрывающей голову, шею, конечности и основание хвоста. Кожа несла мелкие ямки такого же типа, как у современных ящериц. Более крупная четкообразовала оторочку по бокам голеней, а также невысокий гребень.

Рис. 3. *Podopteryx mirabilis* sp. nov. Голотип, № 2584/8; общий вид

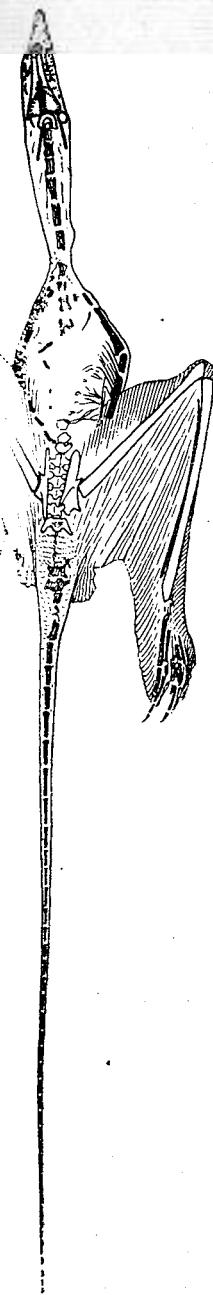
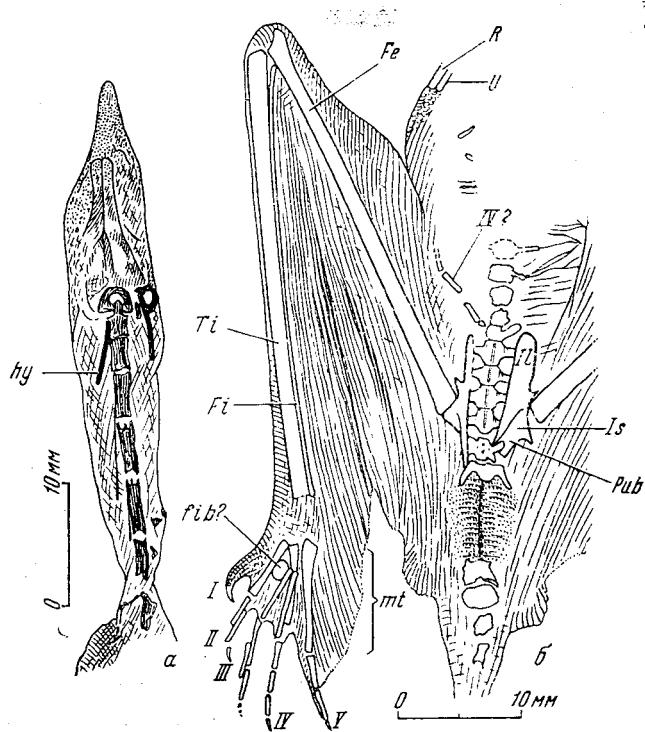


Рис. 4. *P. mirabilis* sp. nov. Детали строения

*a* — голова и шея;  
*b* — часть туловища, левая нога, таз и основание хвоста;  
*Fe* — бедренная кость;  
*fib* — пятчная кость;  
*hy* — подъязычный аппарат;  
*Is* — седалищная кость (остальные обозначения те же, что и на рис. 1)



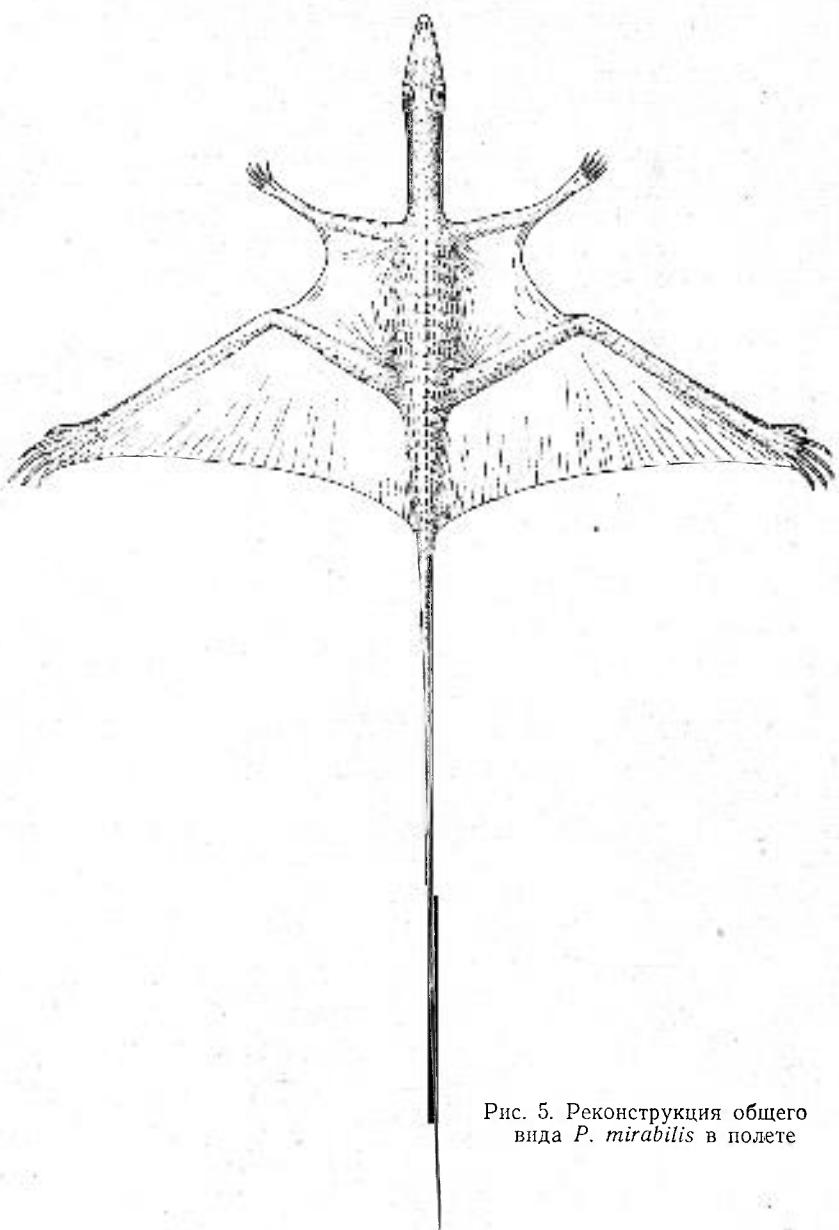


Рис. 5. Реконструкция общего вида *P. mirabilis* в полете

на спинной стороне вдоль основания хвоста. Этот гребень, видимо, переходил и на туловище.

**Размеры** (в мм). Длина тела от конца морды до основания хвоста 80. Длина головы 20, наибольшая ширина 6. Длина шеи 25, туловища 35, длина сохранившейся части хвоста 118, предполагаемая длина хвоста 130—140, плеча 12, предплечья 12, подвздошных костей 9,2. Длина бедра 33, голени 37, метатарзальных косточек I—V пальцев, соответственно, 5,0; 5,8; 7,0; 7,0; 9,0. Длина I—V пальцев, соответственно, 4,8; около 10; сколько 12,0; 14,8; 8.

**Экология.** Особенности строения конечностей заставляют предполагать, что *Podopteryx* был обитателем древесной растительности. Его

небольшие размеры свидетельствуют о том, что он, вероятнее всего, пытался мелкими насекомыми. Когда животное замечало пролетавшее мимо или ползущее по ветке насекомое, оно делало короткий прыжок и разводило передние и задние ноги в стороны (рис. 5). Таким же способом оно могло перелетать с ветки на ветку, причем перепонка позволяла плавировать, удлиняя прыжок, а хвост служил противовесом для головы и туловища и, возможно, рулем.

#### Материал. Голотип.

### ЛИТЕРАТУРА

- Августа И., Буриан З. 1961. Летающие ящеры и древние птицы. Прага, изд-во «Атрия».
- Воробьев Э. И. 1967. Триасовый цератод из Южной Ферганы и некоторые замечания о системе и филогении цератодонтид.— Палеонтол. журн., № 4, стр. 102—111.
- Геккер Р. Ф. 1948. Карагашское местонахождение фауны и флоры юрского возраста.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 25, вып. 1, стр. 7—85.
- Рябинин А. Н. 1948. Заметка о летающем ящере из юры Карагаша.— Там же, стр. 86—93.
- Сикстель Т. А. 1962. Пермь и триас. В сб. «Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов», кн. 1. Ташкент, Изд-во АН Узб. ССР, стр. 271—414.
- Хозацкий Л. И., Юрьев К. Б. 1964. Надотряд Pterosauria. Летающие ящеры. «Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы», стр. 589—603.
- Шаров А. Г. 1966. Уникальные находки рептилий из мезозойских отложений Средней Азии.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, 61, № 2, стр. 145—146.
- Bioilli F. 1927. Ein *Rhamphorhynchus* mit Spuren von Haarbedeckung. Sitzungsber.— Bayer. Akad. Wiss., math. naturwiss. Abt., S. 49—65.
- Brown B. 1943. Flying reptiles.— Nat. History, 52, N 3, p. 104—111.
- Colbert E. H. 1963. New aspects of Triassic reptilian life.— Paläont. Z., 37, H. 1—2, S. 8.
- Colbert E. H. 1966. A gliding reptile from the Triassic of New Jersey.— Amer. Museum Nov., N 2246, p. 1—23.
- Edinger T. 1927. Das Gehirn der Pterosaurier.— Z. Anat. Entwickl., Abt. Gesammel. Anat., 83, S. 105—112.
- Goldfuss A. 1831. Beiträge zur Kenntniss verschiedener Reptilien der Vorwelt.— Nova Acta Acad. Leopold.— Carol, 15, Abt. 1, S. 63—128.
- Hoffstetter R. 1955. Thecodontia, in J. Piveteau.— Traité de Paléontologie, 5, p. 665—694.
- Huene F. 1914. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier.— Geol. Paleontol. Abh. (N. F.), 13, N 1, S. 3—53.
- Kuhn O. 1963. Die Tierwelt des Solnhofener Schiefers. Neue Brehm—Bücherei, H. 318.
- Kuhn O. 1967. Die fossile Wirbeltierklasse Pterosauria. Krailing bei München, Verlag Oberon.
- Robinson P. L. 1962. Gliding lizards from the Upper Keuper of Great Britain.— Proc. Geol. Soc. London, N 1601, p. 137—146.
- Robinson P. L. 1967. Triassic vertebrates from Lowland and Upland.— Science a. Culture, 33, p. 169—173.
- Romer A. S. 1966. Vertebrate Paleontology. Chicago University Press, 768 p.
- Woodward A. S. 1907. On a new dinosaurian reptile (*Scleromochlus taylori*, gen. et sp. nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin.— Quart. J. geol. Soc. London, 63, p. 141—144.