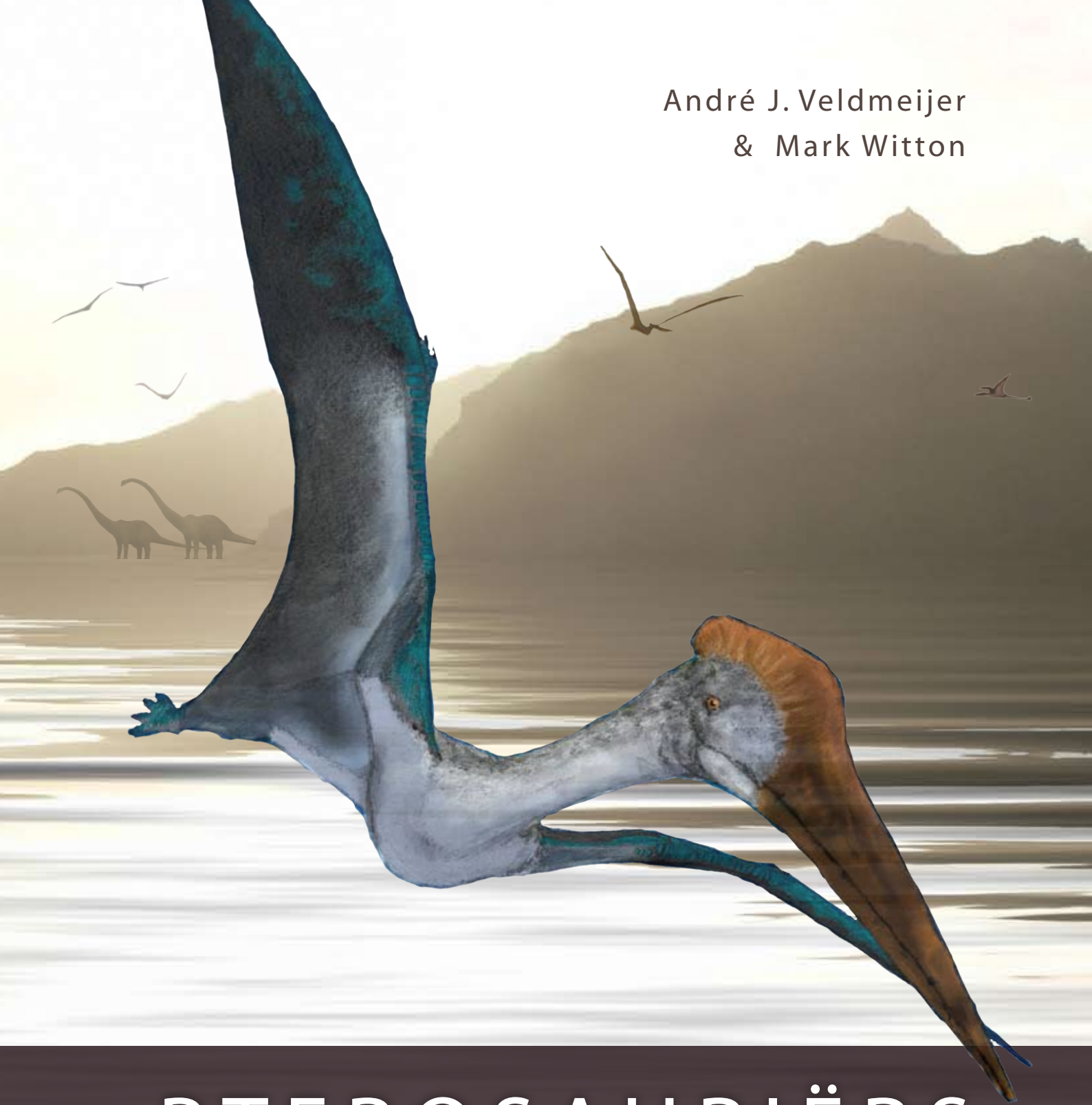


André J. Veldmeijer
& Mark Witton



PTEROSAURIËRS

VLIEGENDE TIJDGENOTEN VAN DE DINOSAURIËRS

PTEROSAURIËRS



PTEROSAURIËRS

VLIEGENDE TIJDGENOTEN VAN DE DINOSAURIËRS

André J. Veldmeijer
& Mark Witton
met bijdragen van Ilja Nieuwland



Voor Jan en Gré Endenburg

© 2010 A.J. Veldmeijer

Uitgegeven door Sidestone Press, Leiden

www.sidestone.nl

Sidestone bestelnummer: SSP67280001

ISBN 978-90-8890-064-8

Vormgeving omslag: K. Wentink, Sidestone Press

Vormgeving binnenwerk: P.C. van Woerdekom, Sidestone Press / A.J. Veldmeijer

Omslagillustraties: Mark Witton (UK), Corey Ford (USA), en Yuri Arcurs (Denemarken)

Inhoudsopgave

VOORWOORD	5
Dankbetuiging	10
INTRODUCTIE	11
Wat zijn fossielen?	13
Wat is paleontologie?	22
Een korte geschiedenis van onze relatie met een buitenissig dier (door Ilja Nieuwland)	27
PTEROSAURIËRS: EEN KENNISMAKING	37
Wanneer leefden pterosauriërs?	37
Trias	38
Jura	38
Krijt	39
Waar leefden pterosauriërs?	40
Solnhofen, Zuid Duitsland	46
Niobrara Formatie, Kansas, Verenigde Staten van Amerika	49
Meer diepte geven aan pterosauriërs: De Araripe <i>lagerstätte</i> in Brazilië	51
De Liaoning provincie in China	53
Evolutie	55
HET SKELET	59
Schedel	60
Het post-craniale skelet	69
Wervelkolom	69
Schoudergordel	70
Bekken	75
Poten	75
Vleugel	76
MET HUID EN HAAR	85
Spieren	85
(Vlieg)huid	85
Hersenen	86
VOORTBEWEGING	89
Lopen	89
Vliegen	89

DIVERSITEIT	90
LEEFWIJZE	91
Voortplanting	91
Eten...	91
...en gegeten worden	98
Ziekte en genezing	102
DRIEDIMENSIONALE MODELLEN	107
Introductie	107
Erwin Meerman	107
De Engelse modellen	110
Achtergrond	110
Het idee	111
Ontwerp	112
Houding	116
Vlees op de botten	118
Details	119
Eten en andere verfraaiingen van de modellen	122
De koppen	122
Vervoer	123
VERDER LEZEN	127
FIGUURVERANTWOORDING	128
Mark Vertelt: <i>Anhanguera</i>	81-83
Mark Vertelt: <i>Dimorphodon</i>	19-21
Mark Vertelt: <i>Dsungaripterus</i>	24-25
Mark Vertelt: <i>Nyctosaurus</i>	72-73
Mark Vertelt: <i>Pterodaustro</i>	66-68
Mark Vertelt: <i>Pteranodon</i>	92-95
Mark Vertelt: <i>Quetzalcoatlus</i>	41-45
Mark Vertelt: <i>Sinopterus</i>	104-106
Mark Vertelt: <i>Tapejara</i>	114-115





Voorwoord

Vele pagina's in boeken, tijdschriften en internet sites staan vol met platen van prehistorische dieren die 'tot leven zijn gewekt' door de samenwerking tussen kunstenaars en paleontologen. Deze kunst, ook wel 'paleo-kunst' genoemd, biedt een kijkje in een voorbije wereld, bewoond door dieren die we, zeker weten, nooit in levende lijve zullen zien. Maar deze reconstructies op papier en op het beeldscherm kunnen de lezer niet echt deel laten nemen aan deze oertijd. Kijken naar plaatjes van uitgestorven dieren en landschappen die niet meer bestaan, laat de lezer niet echt bewust worden van bijvoorbeeld de afmetingen op een manier zoals echte dieren in een tastbare omgeving dat kunnen. En ook kun je de voorstelling niet van verschillende kanten bekijken. Juist daarom zijn levensgrote diorama's van lang vervlogen tijden zo verfrissend, omdat het je de mogelijkheid biedt tussen de uitgestorven dieren te lopen, in 'hun eigen omgeving'. Zo kun je pas echt goed de grootte en de soms bizarre anatomie beter ervaren.

Vaak zijn het de dinosauriërs waar de aandacht naar uit gaat in musea en tentoonstellingen, met misschien af en toe een mammoet. Pterosauriërs en andere prehistorische dieren komen er vaak maar bekaaid van af en dus vonden wij het tijd om daar veranderingen in te brengen. Het huidige boek is daar een product van. Niet alleen worden deze uitgestorven dieren in beeld gebracht door prachtige tekeningen, maar ook wordt in het laatste hoofdstuk uitgelegd hoe driedimensionale modellen tot stand komen. Hoewel ook hier de vliegende reptielen centraal staat, zijn de technieken universeel voor het maken van dergelijke modellen, op wat specifieke problemen voor het vliegen na natuurlijk. Aanleiding voor de modellen was een tentoonstelling ter ere van het 350-jarig bestaan van de prestigieuze Engelse *British Society* in Londen. Hierna zijn de modellen verscheept naar Rotterdam, waar ze van 22 september 2010 t/m 6 maart 2011 te zien waren tezamen met vele top-fossielen uit verschillende Europese collecties. De modellen zullen nog in verschillende andere musea in de wereld te zien zijn.

Het huidige boek bestaat eigenlijk uit twee delen die door elkaar heen lopen. Na een korte uitleg over de wetenschap 'paleontologie' en zijn geschiedenis met betrekking tot pterosauriërs, leggen we uit wat deze vliegende reptielen precies zijn, hoe ze eruit zagen, wanneer ze leefden en waar. Dit deel kent enkele korte verdieplingskaders die een bepaald onderwerp verder uitleggen. Het hoofdstuk over de modellen aan het eind van het boek laat eigenlijk de resultaten zien van het wetenschappelijke onderzoek. Tussen dit meer algemene verhaal zijn 'Mark vertelt' verhalen te vinden. Deze verhalen, door mij (AJV) vertaald en bewerkt van een weblog van Dr. Mark Witton zijn te herkennen aan zijn zelfportret. Mark is een jonge, Engelse paleontoloog en specialist in Azhdarchidae-pterosauriërs, maar is naast wetenschapper ook een getalenteerd kunstenaar en goed verteller. De verhalen zijn dan ook voorzien van zijn prachtige platen. Deze verhalen hebben een sterke focus op hoe de dieren eigenlijk echt leefden en laten zien hoe divers deze diergroep was. De lezer wordt meegevoerd terug in de tijd...

Figuur 1. De Krijt-pterosauriër Quetzalcoatlus was een echte reus met een spanwijdte van zo'n tien meter! Hier zweven enkele dieren boven een rivier met daarin wadende dinosauriërs.

Dankbetuiging

Ik, AJV, ben veel mensen mijn dank verschuldigd voor het tot stand komen van de tentoonstelling en dit boek. Zonder de goede medewerking van mijn Engelse collega's van de Universiteit van Portsmouth, in het bijzonder Mark Witton, Dave Martill en Bob Loveridge, zou dit project niet in een dergelijke korte periode tot stand hebben kunnen komen. In dit verband wil ik ook zeker Eberhard 'Dino' Frey noemen van het museum in Karlsruhe waar vele van de bijzondere en waardevolle fossielen van geleend zijn. Daarnaast ben ik dankbaar voor zijn bemiddeling bij het lenen van het *Dsungaripterus*-skelet, met dank aan *Stiftung Hirsch* (Karlsruhe). Erwin Meerman heeft uren van zijn kostbare vrije tijd opgeofferd om de fantastische modellen te maken en Adri 't Hooft heeft niet alleen foto's gemaakt maar heeft ook, één keer samen met mij en één keer zonder mij, fossielen opgehaald uit München en Karlsruhe. Ik dank Ilja Nieuwland voor zijn bijdrage, voor de Solnhofen foto's en voor het proeflezen. Maar geen enkel project van mijn hand zou zo volledig kunnen zijn zonder het begrip en de inzet van Erno Endenburg, waarvoor ik hem zeer dankbaar ben.

Verder dank ik Cor Strang, Dave Hone, John de Vos, Kees Moeliker, Larry Witmer, Linda Oswald, Marjan Scharloo, Mike Everhart, Mikko Kriek, Oliver Rauhut, Reiner van Zelst, Rochus Biesheuvel en Ross Elgin voor hun medewerking en *American Museum of Natural History* (New York), *Bayerische Staatsammlung für Paläontologie und Geologie* (München), *Iwaki Museum for Coal Mining and Fossils* (Iwaki), *Jura-Museum Eichstätt*, *Staatliches Museum für Naturkunde* (Karlsruhe), *National Science Museum* (Tokyo), NCB Naturalis (Leiden), *Sedgwick Museum* (Cambridge) en het Teylers Museum (Haarlem) voor toestemming foto's te mogen publiceren.

Samenstelling en projectleiding in Rotterdam: André J. Veldmeijer, Anthon Groeneweg, Jeanette Conrad, Jelle Reumer (NMR). Met medewerking van: Erwin Meerman, Adri 't Hooft en Erno Endenburg

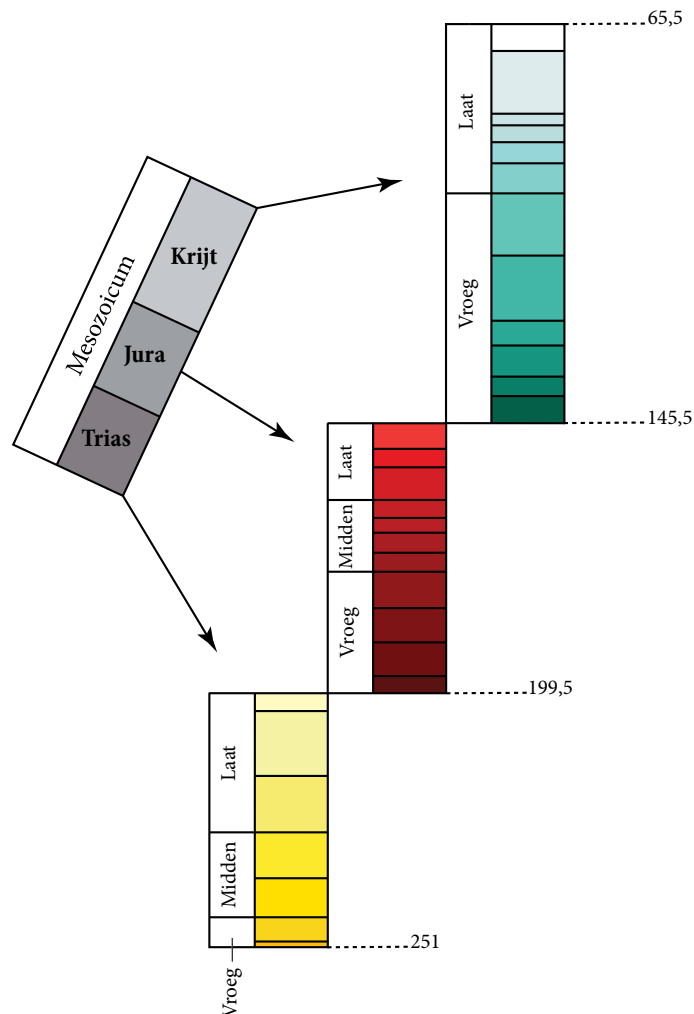
Samenstelling en projectleiding in Engeland: Dave Martill, Mark Witton en Bob Loveridge (*Portsmouth University*). Met medewerking van: Richard Baker, Geoff Britton (*UoP engineering staff*); Bob Rushton, Jack Rushton (*Griffon Hoverworks staff*), Nathan Barling, Liz Bowen, Christopher Callaghan, Ross Daly, Graeme Elliott, Simon Hardy, Luke Hauser, Matthew Harrop, Richard Hing, Georgia Maclean-Henry, Stuart Milne, Benjamin Moon, Kirsty Morgan, Darren Naish, Charlie Navarro, Michael O'Sullivan, Lauren Pearce, Emily Percival, Jack Taylor, Zac Rose, Henry Sands, Steven Vidovic en Robert Winn-Rossiter.

Fossielen voor de tentoonstelling in Rotterdam kwamen van: *American Museum of Natural History* (New York), *Bayerische Staatsammlung für Paläontologie und Geologie* (München), *Staatliches Museum für Naturkunde* (Karlsruhe), NCB Naturalis (Leiden) en Teylers Museum (Haarlem).

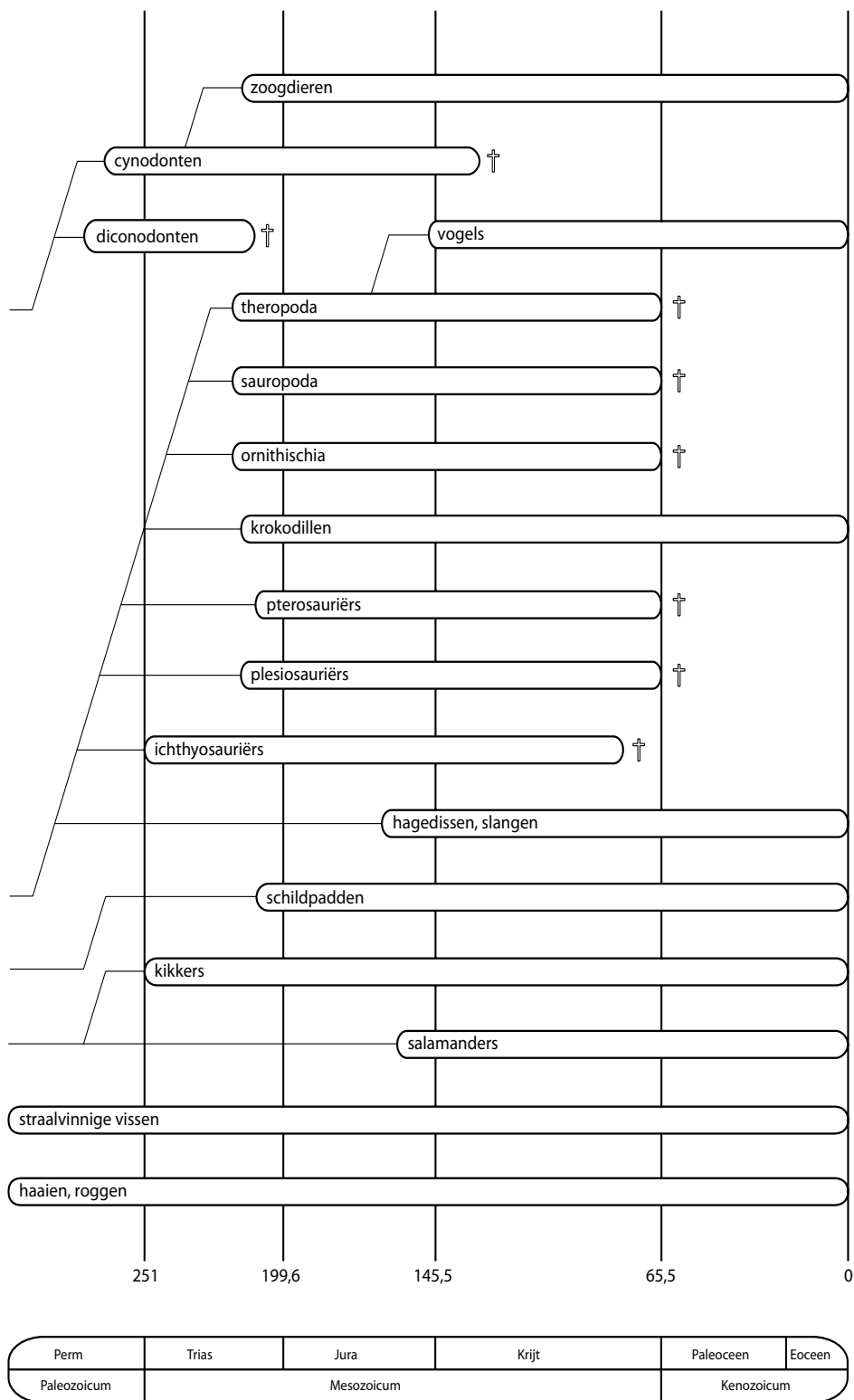
Introductie

Pterosauriërs (letterlijk vertaald 'vleugel hagedis') waren de eerste gewervelde dieren die konden vliegen (figuur 1). Ze worden ook wel vliegende reptielen genoemd. Maar, net zoals de dinosauriërs, zijn ze slechts verre verwanten van de moderne reptielen. Om pterosauriërs vliegende dinosauriërs te noemen is om diezelfde reden onjuist.

Voor zover we weten ontstonden pterosauriërs laat in het Trias (ruim 200 miljoen jaar geleden, figuur 2). Aan het einde van het Krijt (ongeveer 65 miljoen jaar geleden) stierven ze uit, tegelijk met onder andere de dinosauriërs. Toen ze uitstierven waren er geen afstammelingen die dit overleefden, waardoor we deze vliegende prehistorische dieren niet echt goed kunnen vergelijken met dieren van nu. Pterosauriërs lijken op geen enkel dier dat we tegenwoordig kennen. Hierdoor is het moeilijker om deze prehistorische dieren te begrijpen dan andere uitgestorven dieren die we wel kunnen vergelijken met dieren die verwant zijn. Wel kunnen



Figuur 2(a). De oudste fossielen van pterosauriërs stammen uit het Laat Trias, maar de afstamming ligt nog veel verder terug in de tijd. Pterosauriërs stierven, samen met vele andere dieren zoals de dinosauriërs, uit aan het einde van het Krijt.



Figuur 2(b). Overzicht van de belangrijkste gewervelde diergroepen die samen met de pterosauriërs de aarde bewoonden.

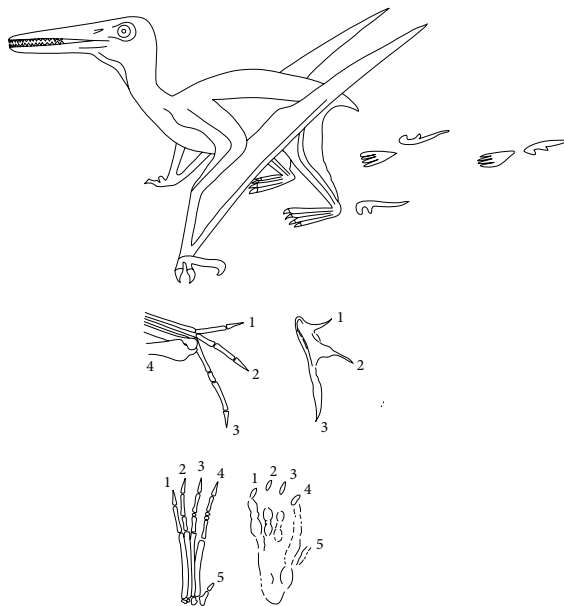
we naar vogels kijken en daar vergelijkingen in vinden. Gelukkig worden er steeds nieuwe vondsten van pterosauriër-fossielen gedaan en is het onderzoek de laatste 25 jaar explosief toegenomen.

Wat zijn fossielen?

Fossilisatie is eigenlijk niets anders dan het vervangen of namaken van biologische stoffen door mineralen (dezelfde bouwstenen als waar steen uit bestaat). Dus eigenlijk bestudeert de paleontoloog geen 'echt' bot. Er zijn echter ook fossielen waarbij er geen uitwisseling van mineralen heeft plaatsgevonden. Denk bijvoorbeeld aan insecten die in barnsteen (gefossiliseerd hars) gevangen zijn.

Fossilisatie is een zeer zeldzaam proces. Dit zou je niet zeggen als je denkt aan alle fossielen die in collecties over de hele wereld liggen, maar als je je beseft dat er miljarden en nog eens miljarden organismen geleefd hebben, dan is het misschien wat beter te begrijpen dat fossielen vreselijk zeldzaam zijn.

Voorwaarde voor fossilisatie is bedolven te raken onder een laag sediment die het organisme afschermt tegen verrotting of vraat. De harde delen van een organisme, zoals botten en tanden, maken de grootste kans gefossiliseerd te raken. Het zachte weefsel, zoals de (vlieg)huid en de ingewanden, blijft alleen in bijzondere gevallen bewaard en is daarom nog veel zeldzamer. Er zijn fossielen van pterosauriërs bekend waarvan de huid nog bestudeerd kan worden (zie figuren 63 en 71) en soms is zelfs lichaamsbedekking (een soort haar) nog bewaard gebleven. We hebben verschillende vondsten van de maaginhoud van een pterosauriër (zie figuur 74). Ook afdrukken van dieren kunnen bewaard blijven, bijvoorbeeld pootafdrukken in de grond (figuur 3) of afdrukken van de huid. Daarnaast zijn er voorbeelden van fossiele braakballen en zelfs van versteende uitwerpselen.

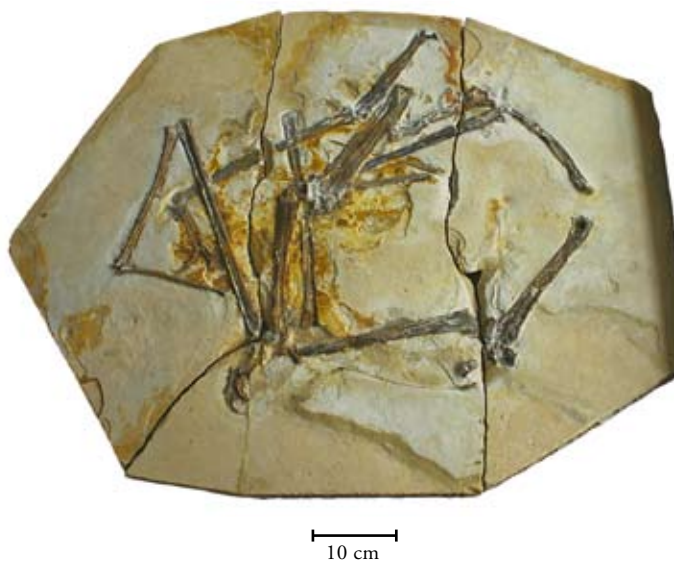


Figuur 3. Boven een Pterodactylus die zijn voet-sporen achter laat in het natte, zachte zand. Onder, de hand en voet van een pterosauriër met links één van de afdrukken die ze achterlaten.



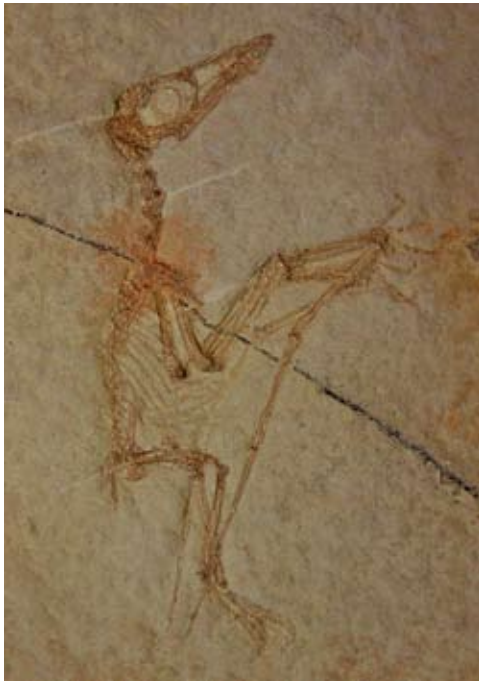
Figuur 4. Enkele voorbeelden van pterosauriër-vondsten uit de beroemde Cambridge Greensands in Engeland. Hier zijn naar schatting 2000 botjes gevonden, waarvan de meesten niet groter zijn dan enkele centimeters. Fossielen uit deze vindplaats zijn al halverwege de negentiende eeuw voor het eerst beschreven, maar zijn tot op de dag van vandaag hoofdrolspelers in verhitte taxonomische discussies.

Naar schatting zijn er slechts tussen de vijf- en zesduizend fossielen van pterosauriërs, waaronder slechts enkele (min of meer) complete skeletten. De meeste fossielen die we hebben, zijn niets anders dan enkele centimeters grote botfragmentjes (figuur 4). Daarnaast zijn skeletten vaak incompleet en/of liggen de botten helemaal door elkaar (figuur 5).



Figuur 5. Slechts in sommige gevallen wordt een dood dier direct en zeer snel bedolven onder sediment, zodat het dier onverstoord kan fossiliseren (zie figuur 6). Maar veel vaker is het skelet ernstig verstoord door bijvoorbeeld vraat of doordat het kadaver een tijd lang is meegevoerd door het water. Hier twee voorbeelden. Beide missen de schedel omdat die vrij snel los raakt van het lichaam.

We kennen twee typen pterosauriër-fossielen. In de meeste vindplaatsen (meer over de belangrijkste vindplaatsen in 'Waar leefden pterosauriërs'), waaronder Solnhofen in Duitsland (figuur 6) en de Crato Formatie van de Chapada do Araripe in noordoost Brazilië, worden plaat-fossielen gevonden (figuur 7):



1 cm



2 cm

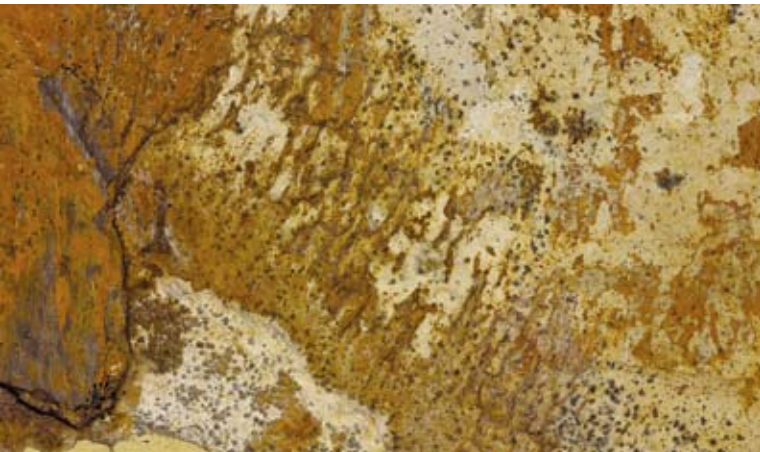
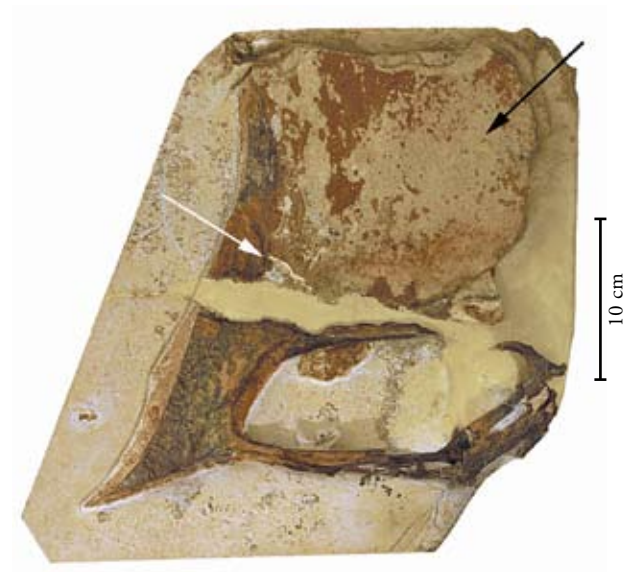
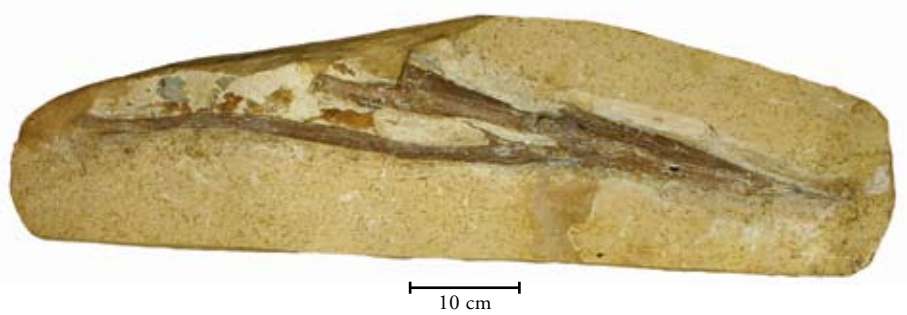
Figuur 6. Twee voorbeelden van Solnhofen plaatfossielen, die goed laten zien hoe goed de fossielen zijn. Links een baby-Pterodactylus kochi en rechts een volwassen exemplaar van dezelfde soort, inclusief een detail van de schedel (onder). Soms zijn zelfs de zachte delen van de pterosauriërs, zoals huid, zichtbaar, wat bij het volwassen dier goed is te zien. Beide fossielen komen uit de Jura-periode.



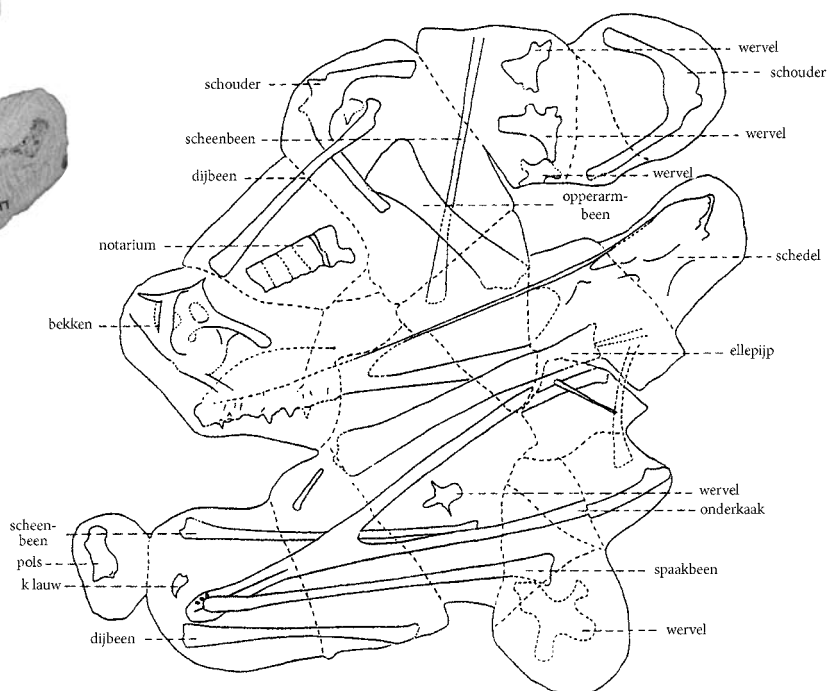
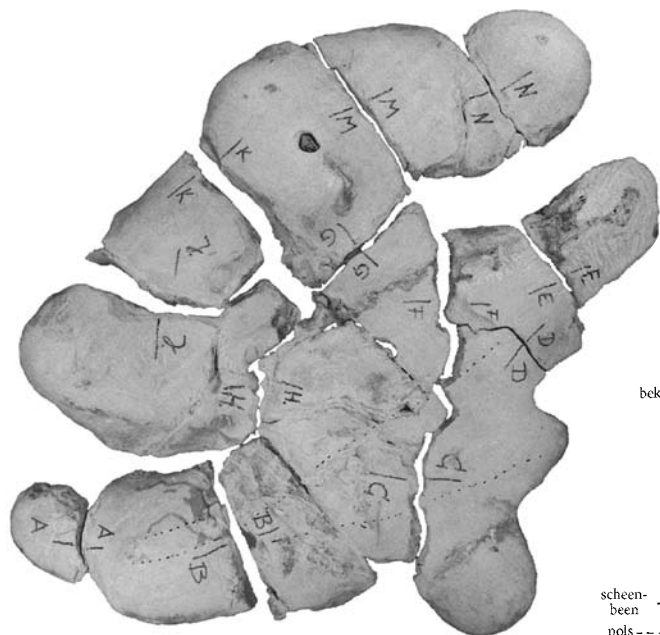


de dieren zijn daardoor zo plat als een dubbeltje. Uit Amerika (Niobrara Formatie in Kansas) zijn fossielen bekend, hoofdzakelijk van *Pteranodon*, die niet in een plaat zitten en soms geheel zijn uitgeprepareerd, maar die toch plat zijn (figuur 8). Met name uit de Santana Formatie, ook in Chapada do Araripe in noordoost Brazilië, komen driedimensionale fossielen: hierbij worden mineralen afgezet rondom de botten waarnaar er uitwisseling plaats vindt tussen de biologische elementen en mineralen (figuur 9).

Figuur 7. Twee voorbeelden van plaatfossielen uit de Crato Formatie van Chapada do Araripe, noordoost Brazilië. Beide schedels zijn van tandelose pterosauriërs uit het Krijt. Rechts boven: Lacusovagus magnificens, met links de reconstructie. Rechts onder: Tupandactylus navigans. De zwarte pijl wijst het deel van de kam aan dat uit huid bestaat. De witte pijl wijst naar het deel waar de opname van het detail (onder) van genomen is. Te zien zijn de bundels met gefossiliseerd weefsel op de grens tussen het bot, dat een uitloper is van een van de schedelbotten.



► *Figuur 8. Voorbeeld van een fossiel uit de Niobrara Formatie, Kansas (Verenigde Staten). Dit skelet, van echte fossiele botten, is samengesteld uit verschillende vondsten. Het skelet is dus niet compleet gevonden zoals het in de foto is afgebeeld. Zie ook 'Mark vertelt: Pteranodon', pp. 92-95.*



10 cm

*Figuur 9. De Santana
Formatie in Chapada do
Araripe, noordoost Brazilië,
produceert kalksteen knol-
len (nodules) waarin de
fossiele botten zitten. Met
vooronderzoek door middel
van röntgenopnames kun je
ongeveer zien welke botten
er in de steen verborgen zitten
(boven). De knollen kun je
splijten, waarna de fossielen
zichtbaar worden (links).*

Mark Vertelt

Dimorphodon



Je kent het wel... een voorwerp is keer op keer bekeken en iedereen denkt te weten hoe het zit. Het wordt vergeten en ligt stof te verzamelen op de planken van het magazijn. Af en toe komt er weer iemand een kijkje nemen vanwege een nieuw idee of iets dergelijks, om het vervolgens weer op weg te laten gaan naar de vergetelheid... Dat was ook een beetje het geval met de tekening van *Dimorphodon*. Meer dan een jaar nadat de eerste tekening het daglicht had gezien, was er dan eindelijk het eindproduct.

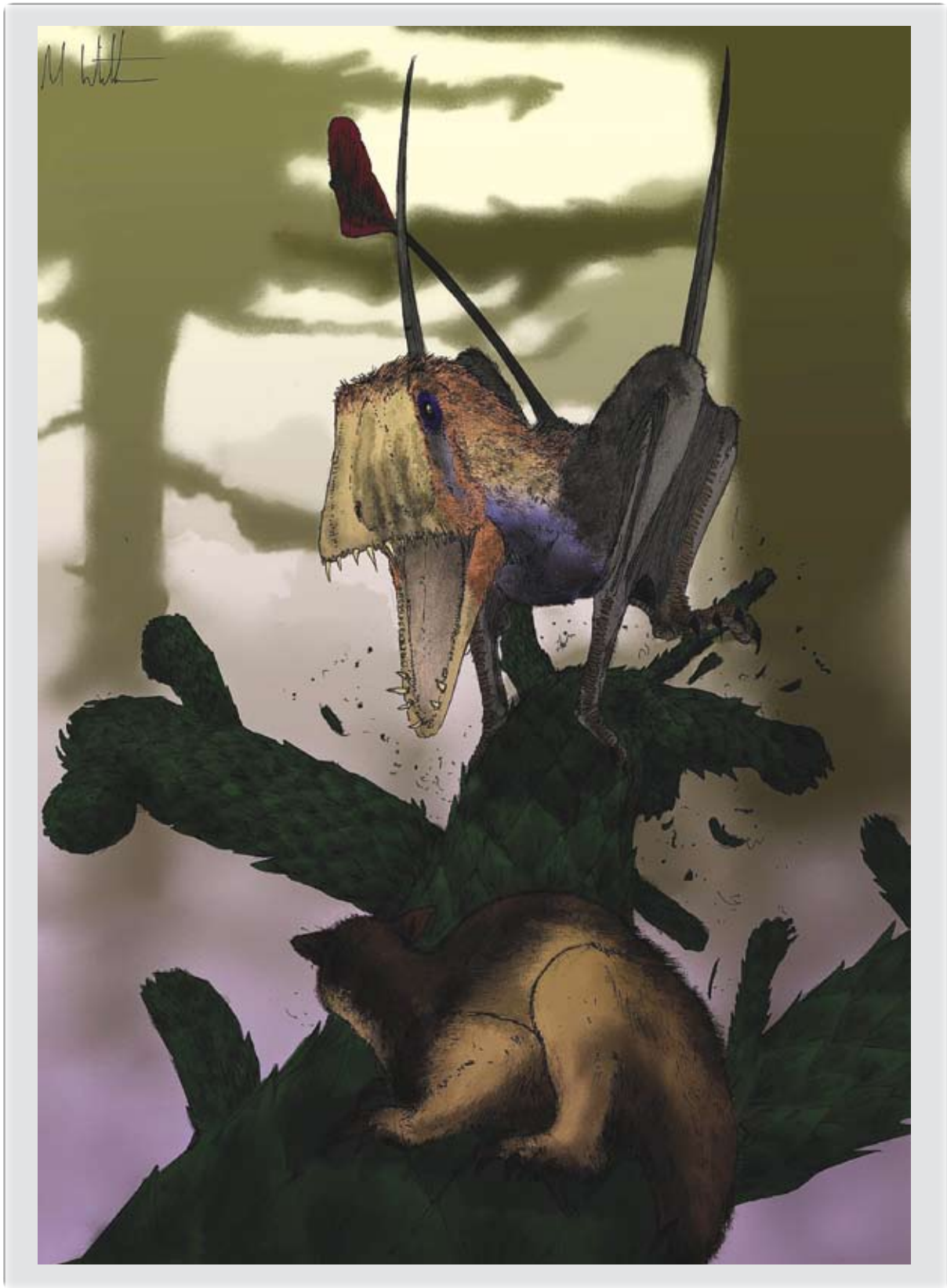
Dimorphodon... het eerste fossiel is al in 1828 gevonden door de beroemde fossielen verzamelaar Mary Anning. Fossielen van dit dier zijn reeds door William Buckland (1829) en Richard Owen (1858) beschreven. Sindsdien zijn er nog enkele nieuwe vondsten beschreven. Daarnaast heeft *Dimorphodon* een belangrijke rol gespeeld in de discussie over hoe pterosauriërs zich op het land hebben voortbewogen. Deze discussie werd voornamelijk gevoerd door twee vooraanstaande paleontologen: Kevin Padian en Peter Wellnhofer. Dus we kennen alle geheimen van dit oertijddier wel, toch? Of misschien toch niet...

Ik heb best wel veel tijd besteed aan het uitzoeken wat het gewicht was van vliegende reptielen. Een nieuwe methode wees uit dat eerdere

schattingen veel te laag waren. Maar de raarste dingen gebeurde met *Dimorphodon*. Het bleek namelijk, dat zijn gewicht twee keer zo hoog werd geschat dan gewoonlijk voor een dier met een dergelijke spanwijdte (iets meer dan één meter). Herberekeningen kwamen op hetzelfde uit. Met andere woorden: *Dimorphodon* is echt veel zwaarder dan het zou moeten! En ik ben niet de eerste die dit ontdekt heeft, want er is op zijn minst nog één studie die op een atypisch gewicht uit kwam.

Dus waarom is *Dimorphodon* zo mollig? Het antwoord is simpel: alles aan deze pterosauriër is buiten proporties, maar het meest opvallende is dat zijn kop gigantisch groot is ten opzichte van zijn vleugelspanwijdte. Daarnaast zijn de achterpoten en torso veel groter dan je zou verwachten van een pterosauriër van dit kaliber. Zoals ook met dikke mensen: het is geen vet, maar het zijn zware botten... Dit is op zichzelf eigenlijk nog niet eens zo'n probleem, maar als je alles uitwerkt wat dit tot gevolg heeft voor het vliegen, dan wordt het een stuk interessanter. Een gedetailleerde analyse van de vorm van de vleugels van *Dimorphodon* suggereert dat zijn vlucht behoorlijk verschilde van de andere pterosauriërs... Sterker nog: het lijkt er op dat hij alleen met grote tegenzin het luchtruim koos!

Hoe gek is dat... een vliegend reptiel dat zo min mogelijk vliegt. Toch is dit best logisch, als mijn gereconstrueerde vleugelvorm tenminste correct is. Volgens mij had *Dimorphodon* nogal brede maar korte vleugels. Op zichzelf is dit niet zo raar, want vele pterosauriërs hadden korte, brede vleugels, maar het afwijkende gewicht van *Dimorphodon* betekent dat zijn vleugelbelasting (het gewicht gedeeld door de oppervlakte van de vleugels) veel groter was dan normaal. Dus moest het dier veel harder werken om de zwaartekracht te overwinnen. Daarnaast was zijn vermogen om te zweven slecht vanwege de verhouding tussen zijn gewicht en grootte. Hierdoor was hij gedwongen veel meer met zijn vleugels te slaan, wat veel meer energie vergde dan een pterosauriër met een vergelijkbare grootte, zoals bijvoorbeeld *Rhamphorhynchus*.



Ook bij onze vogels zijn er soorten die veel te fors zijn voor hun vleugelspanwijdte: kalkoenen, fazanten and rallen zijn slechts enkele voorbeelden hiervan. Ze kunnen vliegen maar doen dat alleen voor een korte vlucht als ze snel een grotere afstand moeten afleggen of aan een prooi willen ontsnappen.

Net als waarschijnlijk *Dimorphodon* zijn deze vogels goed in snel – soms zelfs verticaal – opstijgen, maar zijn ze niet in staat om lange afstanden te vliegen omdat ze daar de capaciteiten niet voor hebben. Daarom zou *Dimorphodon* er beter aan doen, als ze dan toch zo nodig moesten migreren, een lift te zoeken bij een passerende prosauropode dan op eigen krachten de reis te ondernemen.

Gaaf... Voor zover ik weet is dit een nog nooit eerder voorgestelde vliegstyl voor een pterosauriër! Zeker, collega's hebben wel hun twijfels uitgesproken over de vliegcapaciteiten van sommige pterosauriërs, maar dit moet je meer zien in de context van de oude gedachte dat vliegende reptielen onhandige, krijsende, archaïsche zwevers waren die afhankelijk waren van hoge, steile rotsen en sterke wind om op te stijgen. Wat ik hier voorstel is iets heel anders: *Dimorphodon* als een actief klein opdondertje, driftig flappend met zijn vleugels en met al de nerveuze energie die je je

kunt voorstellen voor een warmbloedig dier met een weelderige vacht, maar die niet langdurig kon vliegen zonder zichzelf volledig uit te putten.

Natuurlijk zorgt zo'n theorie over de ecologie van *Dimorphodon* voor discussie. Veel pterosaurologen namelijk, hoe verrassend, zien het dier als een vis of inktviseter. Sommigen gaan waarschijnlijk zo ver, dat ze het prehistorische dier de kleuren van een papegaaiduiker geven (inclusief de kaken én met een rij net gevangen snacks). Nou, dit kun je vergeten, omdat niets van de anatomie van *Dimorphodon* (of welke andere pterosauriër dan ook) wijst op een vistechniek zoals die van de papegaaiduiker.

Ik ben sowieso achterdochtig als het gaat om *Dimorphodon* en vis want de korte nek, de grote, grove schedel en sterk van elkaar verschillende tanden lijken nadelig te zijn ten opzichte van de 'traditionele' viseters met langere nekken, slanke kaken en tanden die gelijk van vorm zijn en in elkaar grijpen (zoals bijvoorbeeld te zien in figuur 40). Daarnaast gaat vissen voorbij aan de ontwikkeling van de ledematen van *Dimorphodon*. Zijn sterke ledematen, goed ontwikkelde handen en voeten met lange en diepe, maar smalle klauwen, sterk ontwikkelde onderdelen die belangrijk zijn voor klimmen én verlengde voorlaatste kootjes betekent dat *Dimorphodon* was uitgerust met echte 'stijgijzers' en het bijbehorende 'tuigage' om met gemak over kliffen te klauteren en door boomtoppen te struinen. *Dimorphodon* lijkt dus veel gelukkiger te zijn geweest met zijn aan klimmen aangepaste leefstijl dan één bij water. En mocht zijn prooi dan toch een sprong wagen naar een andere boom, of mocht hij plotseling toch naar beneden vallen, dan kwam die capaciteit tot explosieve vlucht heel goed van pas.



Wat is paleontologie?

Paleontologie is de studie van fossiele resten van plant, dier en mens, onderverdeeld in verschillende subdisciplines. Vaak wordt paleontologie en archeologie als hetzelfde gezien, maar dit is onjuist: archeologie is de wetenschap die zich bezig houdt met de studie van menselijke activiteiten. Een overlap van deze twee disciplines doet zich dan ook alleen voor bij de vroege mens, waarvan de fossiele resten gevonden zijn samen met objecten en sporen die door hen zijn achtergelaten. Maar pterosauriërs waren al miljoenen jaren uitgestorven toen de eerste voorouders van de mens het podium van de evolutie betraden.

Het is al lang geleden dat de paleontoloog alleen maar naar de gefossiliseerde resten keek met een vergrootglas of microscoop (figuur 10) en de botten met elkaar vergeleek. Deze werkwijze, vergelijkende anatomie, is van belang om te kijken of het fossiel tot een bestaande soort behoort of wellicht een nieuwe soort is. En dit is van belang voor het reconstrueren van de evolutie van de dieren, maar ook om te kijken of er een grote variatie was. Want een grote variatie kan betekenen dat er veel mogelijkheden zijn geweest voor de verschillende dieren om zich te specialiseren.

Er zijn verschillende moderne technieken die een belangrijke aanvulling zijn voor de paleontoloog. CT-scanning (Computer Tomografie) is eigenlijk hetzelfde als het maken van röntgenfoto's, maar waar de röntgenfoto eigenlijk een soort 'portret' van de schedel maakt – of van het ongeprepareerde fossiel om te zien waar de botten zitten – maak je met een CT-scan een doorsnede-afbeelding van iets (figuur 11). De straling is bij beide technieken hetzelfde, maar wordt alleen anders gebruikt. Gebruikelijk is om dat op een regelmatige afstand te doen, zodat je een reeks van foto's krijgt die je af kunt spelen. De afstand tot de verschillende doorsneden is in te stellen. Een andere, vrij recente, manier om dingen zichtbaar te



Figuur 10. Bestudering van fossielen is een tijdrovende klus, waarbij veel hulpmiddelen, zoals microscopen, nodig zijn.



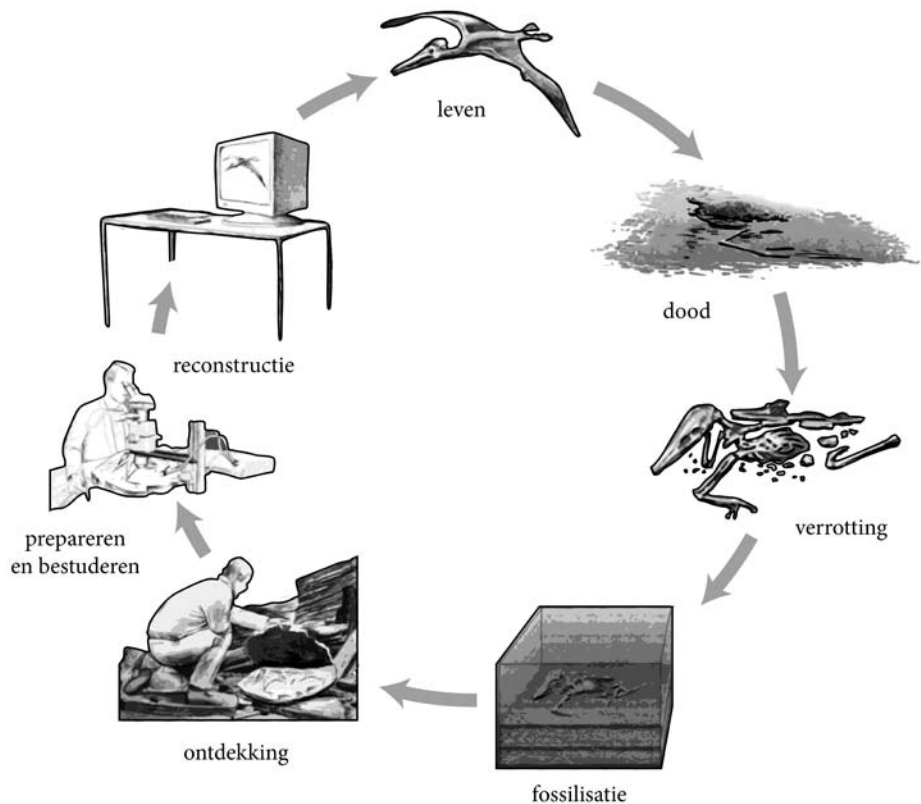
▲ *Figuur 11. Verschillende, opeenvolgende afbeeldingen van de CT-scan van de schedel van Coloborhynchus spielbergi in het NCB Naturalis, Leiden. De pijl wijst naar de hersenholte: de vorm is duidelijk herkenbaar (zie figuur 72).*

► *Figuur 12. Als een dier sterft en snel onder sediment bedolven raakt, maakt het kans om te fossiliseren. Miljoenen jaren later kan een paleontoloog het fossiel vinden en opgraven. Na nauwkeurige bestudering kan het dier weer 'tot leven worden gewekt'.*

maken is door ze te fotograferen onder ultraviolet licht: juist de zachte delen, zoals de huid, lichten dan spectaculair op. Hierdoor zijn details te zien die vroeger niet zichtbaar waren.

Deze technieken veranderen niets aan het fossiel. Maar er zijn ook technieken waarbij dit wel gebeurt, het zogenaamde 'destructief onderzoek'. Zo zijn door wetenschappers van de Universiteit van Portsmouth (Engeland) enkele tanden, die in Marokko zijn gevonden, opgeofferd om de interne structuur te kunnen bestuderen met behulp van een scanning-elektronenmicroscop. Hiervoor moesten de tanden bewerkt worden met een diamantzaag, geëetst in zoutzuur en worden voorzien van een microscopisch dun laagje goudpalladium.

Door nauwkeurig fossielen te bestuderen (figuur 12) is het mogelijk het dier 'na te bouwen'. Hiervoor moet je niet alleen de botten kennen, maar moet je ook weten hoe de rest van de anatomie er uit ziet. Dit kan door te vergelijken met nog levende, verwante dieren, of door het dier na te bouwen (als object of digitaal) en te kijken hoe spieren en pezen waren bevestigd en werkten. Maar om tot een zo nauwkeurig mogelijke reconstructie te komen, moet de paleontoloog ook een beeld hebben van de omgeving waarin het dier leefde, het klimaat, de flora, maar ook andere dieren, en welk voedsel er voor handen was.



Mark Vertelt

Dsungaripterus



De machtige *Dsungaripterus* uit het Vroeg Krijt van China. Dit dier heeft niet vooraan gestaan bij het uitdelen van schoonheid met een kaak vol met grote, lompe tanden die uit de kromme kaken steken, zijn kleine kraalootjes en zijn veel te grote schedel, gemaakt van dikke, on-elegante botten. Als je dit vergelijkt met de slanke, gestroomlijnde schedels van *Pteranodon* of *Tupandactylus* is het echt een lelijk eendje, maar dan één die niet verandert in de mooie, witte zwaan. Maar hij heeft schoonheid dan ook niet nodig om cool te zijn! Met zijn tanden kon deze gast door de hardste schelpen van schelpdieren bijten. En ook de robuustheid van de rest van zijn skelet zegt ons dat dit een echte mannetjesputter was. *Dsungaripterus* is een voorbeeld waar functionaliteit boven schoonheid gaat.

De schedel van deze pterosauriër is nogal vreemd vanwege zijn dieet, dat vrijwel zeker bestond uit voedsel uit de zee, zoals tweekleppige weekdieren (onze mossel is een voorbeeld van een modern tweekleppig weekdier). We weten dit vanwege de opbouw van zijn gebit. *Dsungaripterus* is de enige pterosauriër bij wie de grootte van de tanden toeneemt naarmate je meer naar achter gaat in zijn bek. De tanden zelf zijn breed, afgeplat en zeer robuust. Dit is een sterke aanwijzing

voor een dieet dat bestaat uit keihard voedsel dat je door een hamer en aambeeld tot slikbaar moet degraderen. De grootste tanden achterin je bek is dan zonder twijfel een prima idee voor dit soort werk: de bijtkracht is hier veel sterker omdat de afstand van de kaakspieren veel kleiner is. Bizar is echter wel dat de aller-achterste tanden van de bovenkaak geen corresponderende tanden in de onderkaak hebben. Dit roept vragen op met betrekking tot hun rol in het verbrijzelen van de schelpdieren. De tandeloze kaakpunt speelde geen rol bij het verbrijzelen, maar wel om ze überhaupt te pakken te krijgen. Als je goed kijkt naar de kaken, dan zie je dat deze snavelachtige punten nooit helemaal dicht konden doordat de onderkaak veel krommer is dan de bovenkaak. Zonder twijfel is dit een aanpassing voor het pakken en vasthouden van ronde schelpen.

Zou de schedel gebouwd zou zijn als de typische pterosauriër-schedel, dan zou hij in duizend stukken breken als hij zijn tanden in een schelpdier zou zetten. Vandaar dat *Dsungaripterus* juist verdikte schedelbotten heeft die zo zijn gebouwd, dat het de schokken die ontstaan bij het verbrijzelen kan absorberen. De openingen in de schedel van deze pterosauriër zijn sterk in grootte beperkt. Eén opening daarentegen is vrij groot



Dsungaripterus weii in loophouding. Deze pterosauriër uit het Vroeg Krijt van China had een spanwijdte van ongeveer 3,50 meter. De schedel was veel sterker gebouwd dan bij andere vliegende reptielen: dikkere botten en minder grote gaten. Het skelet is een gift van de Stiftung Hirsch, Karlsruhe aan het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe. Afgietsel.



gebleven: die waar de kaakspieren doorheen lopen. Dit duidt er natuurlijk op dat deze dus vrij groot zijn geweest, wat niet zo vreemd is als je dieet bestaat uit schelpen en dergelijke. Sterke kaakspieren en tanden... niet iets om je vingers tussen te krijgen.

Maar dit is nog niet alles. De botstructuur heeft een bijpassend ontwerp. De holle botten van de meeste pterosauriërs hebben zeer dunne botwanden (vaak minder dan één millimeter dik, zie figuur 66) maar, je raadt het al... niet bij *Dsungaripterus*. Deze knaap heeft beduidend dikkere botwanden, wat past bij een dier met een leven dat zich veel op de grond afspeelt. Dikkere botwanden suggereren een zwaarder dier en meer gewicht is niet echt een goede manier om gemakkelijk in de lucht te blijven. Daarnaast hadden ze behoorlijk stevige achterpoten en de vorm daar-

van is dusdanig, dat ze goed geschikt zijn om de schokken van stevige landingen op te vangen. Het is dan ook gesuggereerd dat *Dsungaripterus* alleen korte vluchtjes maakte, waardoor een natuurlijke selectie ontstond op goede landingskwaliteiten na korte, krachtige, actief vliegende tripjes. Dit is moeilijk te bewijzen, maar het is niet zo'n gekke redenering. Er zijn ook veel vogelsoorten die slechts kleine afstandjes vliegen en ik zie geen reden waarom er geen pterosauriërs zouden kunnen zijn, die zo leefden. Vergeet ook niet dat *Dsungaripterus* vleugels heeft, die qua vorm wijzen op actief vliegen in plaats van de lange-afstand zwevers. Dus wellicht waren ze juist meer op de grond te vinden dan in de lucht! Oh ja, dat vergeet ik nog te zeggen... fossielen van *Dsungaripterus* zijn alleen gevonden in landafzettingen...

Naamgeving

Maar hoe weten we de naam van al deze dieren? Als de botten worden vergeleken met de botten die we al hebben en de paleontoloog ziet genoeg verschillen, dan kan hij of zij het dier een nieuwe naam geven. Dit is aan strenge regels gebonden. Er is een dik boekwerk, de zogenaamde 'Internationale Code voor Zoologische Nomenclatuur', waarin precies beschreven staat wanneer een nieuwe vondst wel of niet een nieuwe naam mag hebben. Om te beginnen moet het fossiel in een openbare collectie bewaard worden. Dit is belangrijk, omdat het exemplaar waarop een nieuwe naam is gebaseerd, hét exemplaar is waar alle volgende vondsten aan getoetst moeten kunnen worden (het zogenaamde 'holotype'). Het is dus een soort standaard geworden. Het is belangrijk om soorten te herkennen, want dit geeft ons inzicht in de evolutie van de dieren maar ook in de verscheidenheid aan soorten. IJdel als sommige wetenschappers zijn, worden de regels nogal eens opgerekt om een nieuwe soort te maken, want een deel van de officiële naam is de naam van de wetenschapper: deze is voor altijd met de naam van de soort verbonden!

Namen van soorten zijn altijd in het Latijn, zodat iedereen ze kan begrijpen. We schrijven deze officiële namen cursief. Vaak verwijst de naam naar een herkenbaar onderdeel van het dier of naar een bepaald gedrag. Zo betekent *Dimorphodon* 'twee vorm tand' en verwijst naar de twee soorten tanden die het dier had. *Lacusovagus* betekent 'zwerfer van het meer' omdat het dier in waterrijke omgeving leefde. Vaak worden mensen vernoemd, zoals de pionier op het gebied van onderzoek naar pterosauriërs Peter Wellnhofer in *Tapejara wellnhoferi*, of iemand waar de onderzoeker van onder de indruk is, zoals Steven Spielberg in *Coloborhynchus spielbergi*. Maar het dier kan ook vernoemd worden naar de plaats waar het gevonden is (*Anhanguera santanae* naar de Santana Formatie in Brazilië en *Brasileodactylus* naar Brazilië), of bijvoorbeeld naar een (oude) bevolkingsgroep (*Tupuxuara longicristatus* naar de Braziliaanse Tupi indianen) of zelfs naar goden van oude culturen (*Quetzalcoatlus* naar de Azteekse god Quetzalcoatl). De hele naam van een dier luidt dan bijvoorbeeld: *Pterodaustro guinazui* Bonaparte, 1970.

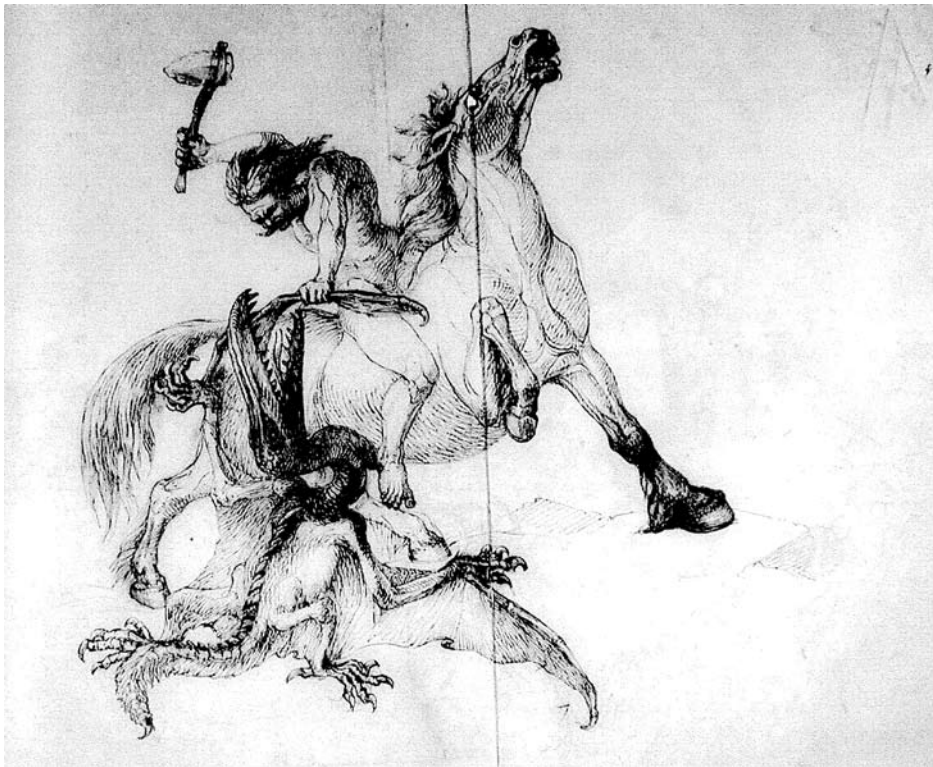
Een korte geschiedenis van onze relatie met een buitenissig dier (door Ilja Nieuwland)

Gedurende het grootste deel van onze geschiedenis waren dieren, die we nu ‘mythisch’ noemen, een belangrijk deel van onze realiteit. Eenhoorns, sfinxen, griffioenen en allerlei andere dieren werden vereerd en gevreesd. Dat niemand ze ooit had gezien deed er niet echt toe, want een groot deel van de wereld was nog niet verkend. En toen ontdekkingsreizen de binnenlanden van Afrika en India openlegden, bleken rare schepselen als olifanten ook echt te bestaan. De eerste (dode) vogelbekdieren, die in de vroege negentiende eeuw naar Engeland werden gebracht, oogstten onder de geleerde heren van de *Royal Society* alom hooggelach: dat was toch wel een erg ongeloofwaardige creatuur. Maar ook het vogelbekdier, dat een mengsel is van een eend, een bever en een hagedis dat bovendien eieren legde, liep echt ergens op de aarde rond. Dus waarom zou voor een eenhoorn niet hetzelfde gelden?

De basis van deze mythen werd deels gevormd door fossielen, de versteende overblijfselen van dieren. Maar fossielen maakte ook nieuwsgierig. De Griekse historicus Herodotus kwam rond 500 voor Christus in Egypte al “*botten en ruggengraten in ontelbare aantallen, opgestapeld in bergen, groot en klein*” tegen – een mogelijke verwijzing naar fossielen. Fossielen werden geïdentificeerd als reuzen, eenhoorns en griffioenen, maar ook met historische figuren en halfgoden.

Maar het meest gevreesde mythische schepsel was toch wel de draak. Draken of draakachtige wezens komen al heel vroeg in allerlei culturen op de hele wereld voor. Maar bijna overal vertoont het beeld van de draak een tweeslachtigheid: aan de ene kant zijn ze symbolen voor duisternis, de onderwereld en de oerkrachten van de natuur, maar anderzijds is de draak dikwijls het teken van wijsheid. In Europa was de draak echter vaker de vertegenwoordiger van het kwaad, met alles dat daarbij hoorde: zwart van kleur, vlijmscherpe tanden en gloeiende ogen, door de lucht schietend met vleermuisachtige vleugels, snel als de duivel en vooral... gevaarlijk.

Toen de beroemde schilder en beeldhouwer Benjamin Waterhouse Hawkins rond 1860 door Engeland toerde met een lezing over ‘draken’, wist zijn publiek dan ook precies waar het aan moest denken. Hawkins had faam verworven dankzij zijn enorme sculpturen van uitgestorven dieren die ongeveer vijf jaar eerder in het park rond *Crystal Palace* in Sydenham bij Londen waren opgesteld. De beelden toonden de laatste inzichten in hoe dinosaurussen en andere ‘antediluviaanse’ (van voor de zondvloed) dieren er moesten hebben uitgezien. Jammer genoeg bestond er over veel van die dieren nog weinig informatie, zodat Hawkins’ beelden vooral op speculatie berustten. Maar over sommige dieren wist men toch al vrij veel: ichtyosaurussen of vishagedissen, die aan de Engelse zuidkust werden gevonden, en de ‘draken’ waarmee Hawkins zijn verhaal begon: “*Dat wonderlijke dier, de pterodactyl, een combinatie van vis, reptiel en vogel*”. Hij beschreef in gloeiende woorden deze ‘pterodactyl’ die hij zag als de originele draak (figuur 13), de basis voor zowel de Middeleeuwse legende van Sint Joris als het verhaal van Perseus en Andromeda. Maar wat was de ‘pterodactyl’ eigenlijk? Dat was een vraag waar menig Europees geleerde zich al decennia lang het hoofd over brak.



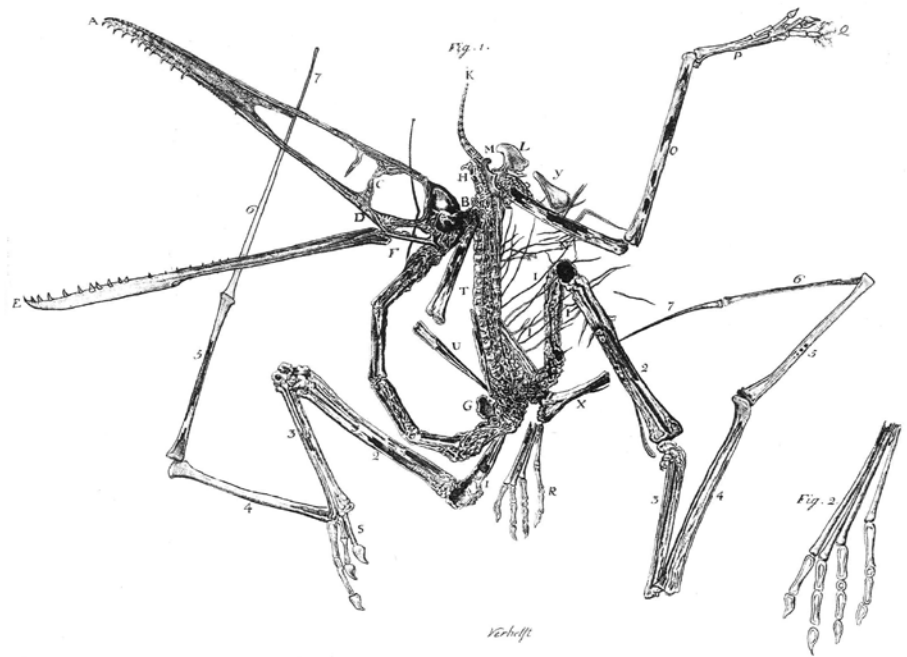
Figuur 13. Fantasieschets van een gevecht met een 'draak' door Benjamin Waterhouse Hawkins, ca. 1860.

In 1782 verscheen het dier voor het eerst op het toneel, in een werkje van de Italiaanse naturalist Cosimo Collini. In 1757 had hij een klein fossiel gevonden in een laatje in de collectie van de Keurvorst van de Palts in Mannheim (figuur 14), maar het had hem vijftien jaar gekost om zich een mening te vormen over wat hij voor zich zag.

Het was in ieder geval duidelijk dat het op niets leek dat hij eerder had gezien, met een lange, snavelachtige bek met scherpe tanden en iets dat leek op een hele lange vinger. Collini's conclusie, mede ingegeven door het grote aantal zeedieren in de collectie, was dat het een zwemmend dier met lange flippers geweest moest zijn.

De Duitse medicus en naturalist Samuel von Sömmering dacht daar na inspectie van het fossiel heel anders over. Hij zag een vliegend dier voor zich, hoewel hij niet wist waar hij het kon onderbrengen: een vogel was het niet en het leek ook niet echt op een zoogdier. Hij gaf het daarom een naam die nadrukkelijk naar de vleugel van het dier verwees: *Pterodactylus antiquus*, Latijn voor 'antieke vleugelvinger'. Uiteindelijk classificeerde hij het dier als een vleermuis. Ook de beroemde Duitse wetenschapper Lorenz Oken boog zich over het 'raadsel van Mannheim', maar ook hij kwam niet echt tot een zinnige conclusie hoewel hij wel dacht dat het om een reptiel ging.

Zoals zovaak in de vroege negentiende eeuw was het laatste woord aan de beroemde Franse anatoom Georges Cuvier (1769 - 1832). Baron Cuvier had zijn faam verworven met zijn methode van vergelijkende anatomie: het systematisch vergelijken van vormen van dieren om zo verwantschap te bepalen. Na het afwe-



Figuur 14. Boven: de door Collini beschreven Pterodactylus antiquus (1784). Onder: Gravure door Egid Verhelst jr.

gen van de nodige alternatieven was het wat hem betreft duidelijk dat het ging om een vliegend reptiel. Maar Cuvier's oplossing van het raadsel ging gepaard met een waarschuwing:

“Ze zijn ongetwijfeld de merkwaardigste van alle schepselen die in [mijn] boek worden onthuld en die, wanneer men ze in leven zou zien, het meest vreemde element binnen de hele natuur zouden lijken” – Georges Cuvier, *Ossemens Fossiles* (1812).

En dat was nogal een openbaring. *Pterodactylus* ontpopte zich als de nagel aan de doodskest van het idee dat de hele schepping nog geheel, als op de zevende dag, op aarde te vinden was. Dat een eenhoorn in een hoek verborgen kon blijven was best mogelijk. Maar een *vliegend* dier?

Cuvier's conclusies werden niet door iedereen gedeeld: nog in 1830 schaarde de Duitse anatoom Johannes Wagner zich aan Collini's zijde door *Pterodactylus* tot een zwemmend bestaan te veroordelen, en ook de reptielenverwantschap was niet onomstreden. Alfred Newman verklaarde in 1843 dat hij pterodactylen zag als vliegende en behaarde buideldieren, fier op het feit dat hij Cuvier trotseerde (figuur 15).

Maar tegen deze tijd hadden zich al veel meer onwaarschijnlijke creaturen aan de wetenschap en het publiek geopenbaard. In 1819 beschreef de jonge arts Gideon Mantell de overblijfselen van de dinosauriër *Iguanodon*, die vervolgens werd gereconstrueerd als een onwaarschijnlijk grote en vooral heel dikke leguaan. Een paar jaar later vond men de resten van het verschrikkelijke beest dat op *Iguanodon* had gejaagd: *Megalosaurus*. Maar van beide dieren werden slechts fragmenten gevonden, die een reconstructie moeilijk maakten maar wel de verbeelding prikkelden. Wat echter duidelijk werd, was dat *Pterodactylus* slechts één element was geweest binnen een oerwereld die in niets leek op onze huidige wereld.



Figuur 15. Prent gemaakt door Edward Newman, 'Note on the pterodactyle tribe considered as marsupial bats' uit *The Zoologist* 1 (1843), pagina 129 - 131.

Daar waren de negentiende-eeuwse overigens nou niet echt rouwig om. Want dat die oerwereld er niet één was geweest waar vrolijkheid de boventoon voerde was ze meteen duidelijk geweest. De afbeelding op de eerste pagina's van Thomas Hawkins' *Book of the Great Sea-Dragons, Ichthyosauri and Plesiosauri* (gemaakt door John Martin) geeft ons een goed inzicht van het beeld dat ze voor ogen stond (figuur 16). We zien hoe in de nacht een krioelende massa duistere wezens elkaar het leven onmogelijk maakt: happend en grommend naar elkaar, met in de hoek een *Pterodactylus* die een *Mosasaurus* de ogen uitpikt. Het is een beeld uit de hel:

“met zwermen dergelijke vliegende schepselen in de lucht, en scholen niet minder monsterachtige Ichthyosauri en Plesiosauri in de oceaan, en gigantische krokodillen en schildpadden kruipend over de oevers van voormalige meren en rivieren, moeten lucht, zee en land een vreemde bevolking gehad hebben op onze wereld in zijn eerste kinderjaren” – Thomas Hawkins, *Book of the Great Sea-Dragons, Ichthyosauri and Plesiosauri* (1840).

Wat belangrijk hierbij is, is de manier waarop door het publiek tegen de natuur werd aangekeken. Voor de negentiende-eeuwse burger (en zeker in Victoriaanse tijden) bestonden in hoofdlijnen twee soorten natuur. Het veilige deel was de getemde natuur: de tuin, de hond, maar ook de vogels in bomen. Daarnaast bestond een heel ander soort natuur: onberekenbaar en gevaarlijk. Deze opvatting was de reden dat bijvoorbeeld half Afrika werd ontdaan van zijn groot wild en dat de bizon mocht verdwijnen. Waar *Pterodactylus* en zijn soortgenoten in thuis hoorden was meteen duidelijk. Maar met die afschuw kwam ook de fascinatie.

Het beeld van *Pterodactylus* als een uit zijn krachten gegroeide, helse vleermuis, zette zich in elk geval in populariserende werken in de negentiende eeuw voort. Rond 1900 verschijnen in essentie dezelfde beelden als die waar Hawkins ons op



Figuur 16. Prent uit Thomas Hawkins', The Book of the Great Sea-Dragons, Ichthyosauri and Plesiosauri, Gedolim Tananim of Moses, extinct Monsters of the Ancient Earth (Londen, 1840).

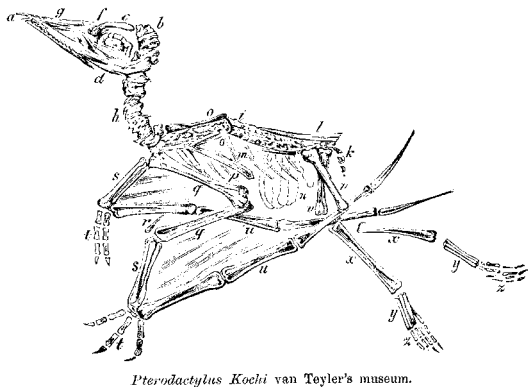
trakteerde, en ook in de sensationalistische lectuur uit de periode is het ‘fantoom uit de hel’ een vaak geziene gast. In Arthur Conan Doyle’s succesvolle roman *The Lost World* spelen pterodactylen een belangrijke rol, maar bepaald niet als held van het verhaal:

“Het was een kolonie van pterodactylen en we zagen honderden voor ons. De hele bodem rond de waterrand krioelde met hun jongen, en met hun afzichtelijke moeders broedend op hun leerachtige, gelige eieren. Uit deze kruipende en klapperende massa van obsceen, reptielachtige leven klonk een schokkende roep door de stinkende, afschuwelijk muffe en ziekmakende lucht. Maar daarboven, elk op zijn eigen steen, lang, grijs en verdord en meer gelijkend op dode, gedroogde exemplaren dan werkelijk levende wezens, zaten de verschrikkelijke mannetjes, absoluut bewegingloos op het rollen van hun rode ogen of een incidentele klap met hun snabels als er een libelle voorbijvloog. Hun enorme, vliezige vleugels werden gesloten door het vouwen van hun armen, en ze zaten daar als reusachtige oude vrouwen, gehuld in afzichtelijke spinneweb-achtige sjaals, terwijl hun woeste kop boven hen uitsteeg. Groot en klein, niet minder dan duizend van deze smerige wezens lagen in de kuil”. – Sir Arthur Conan Doyle, *The Lost World* (1912).

Maar professionele paleontologen, voor zover we ze zo mogen noemen (paleontologie als gevestigde tak van wetenschap bestond nog niet echt), begonnen de zaak ondertussen wat genuanceerder te zien.

Een Nederlandse pionier in de bestudering van pterosauriërs was Tiberius Cornelis Winkler (1822 - 1897). Winkler, van oorsprong arts en woonachtig in Haarlem, begon in de jaren vijftig van de negentiende eeuw met het in kaart brengen van de enorme fossielencollectie van Teylers Museum in Haarlem (toen bestaande uit ruim vijftienduizend stukken). Het bestuur van het museum was zo onder de indruk van Winkler’s werk, dat ze hem in dienst namen om de hele collectie te onderzoeken. Gedurende zijn onderzoekingen nam Winkler, die vooral bekend werd als vertaler van Darwin’s belangrijke werk *Over de oorsprong der soorten* (1859, vertaling 1860) eveneens de pterosauriër collectie van Teylers onder de loep. Die collectie was vanaf het begin van de negentiende eeuw opgebouwd door Winkler’s voorgangers Van Marum en Van Breda via hun contacten in vooral Duitsland. Winkler probeerde de dieren ook in zijn (talrijke) populariserende werk te ontdoen van alle negatieve bijmaak waarmee populaire schrijvers ze hadden opgezadeld.

Winkler publiceerde in 1874 een uitgebreide beschrijving van een nieuwe soort van *Pterodactylus*, *Pterodactylus kochi* (figuur 17), een soort met een vrij korte ‘snavel’ waarvan tegenwoordig wordt vermoed dat het een jong exemplaar is geweest. Tot zijn verbazing zag Winkler in het fossiel het overblijfsel van de vlieghuid, iets dat alle twijfel over de levenswijze van de dieren leek weg te nemen. De Duitse zoöloog Hermann von Meyer had eerder, in 1855, al het overblijfsel van een vlieghuid gezien bij een andere *Pterodactylus*-soort, maar dat fossiel bleek later een exemplaar van de fossiele vogel *Archaeopteryx* te zijn geweest; aan Winkler komt dus de eer toe als eerste de structuur van de vlieghuid te hebben waargenomen. En hoewel hij verder niet twijfelde aan Cuvier’s oordeel dat het om reptielen ging, volgde Winkler de ideeën van Newman over hun levenswijze door te verklaren dat “*de vleugelvingers ongetwijfeld een levenswijze hebben gevoerd, zóó als die der vleermuizen.*”



Pterodactylus Kochi van Teyler's museum.

Figuur 17. Rechts
Pterodactylus kochi getekend door Tiberius Cornelis Winkler, curator van Teylers Museum in Haarlem (Archives du Musée Teyler, Vol. III, Fasc. 4, Haarlem, De Erven Loosjes, 1874). Boven de pentekening.



In deze jaren werden pterosauriërs gewilde – en prijzige – verzamelobjecten voor paleontologen. Een fossiel van *Rhamphorhynchus* werd in 1880 geveild voor het niet misselijke bedrag van 750 pond sterling. Dat lijkt naar huidige maatstaven niet veel, maar in die tijd kocht je daar een heel behoorlijk huis voor. De oorzaak lag vooral in de gestegen ‘serieuze’ belangstelling voor het leven uit het verleden. De jaren 1880 waren een periode van koortsachtige activiteit. In de Verenigde Staten beconcurrerden Edward Cope (1840 - 1897) en Othniel Charles Marsh (1831 - 1899) elkaar op leven en dood in hun wens elkaar af te troeven met steeds meer en steeds sensationelere fossielen. *Brontosaurussen*, *Diplodocussen* en *Camarasaurussen* werden, zo leek het, bij dozijnen uit de grond getrokken en bestudeerd. In België haalde Louis Dollo ondertussen een bijna complete kudde *Iguanodons* naar boven. Het fragmentarische beeld van deze dieren kon worden bijgesteld en worden ontdaan van alle sensationele verzinsels. In plaats van de horrorwereld, waar ook Doyle nog over schreef, ontstond het idee van een ‘echt’ ecosysteem, dat voldeed aan alle wetten van de moderne natuur, maar met een volslagen andere bezetting. De ‘gentlemen researchers’, met wortels in De Verlichting, werden vervangen door beroespaleontologen, die op hun beurt op den duur weer plaats moesten maken voor professionele musea en universiteiten.

Tot dusverre waren de meeste pterosauriërs in Europa gevonden, vooral in Zuid-Duitsland. Buiten de drie geslachten *Pterodactylus*, *Rhamphorhynchus* en diens familielid *Dimorphodon* was er bovendien niet zoveel bekend. Dat veranderde dramatisch in 1870. In de zomer van dat jaar ontdekte een ploeg van Marsh een aantal holle botten, die ze aan de Europese pterosauriërs deed denken. Deze resten waren alleen veel en veel groter. Hoewel Marsh eerst dacht dat hij met een reuzenvorm van *Pterodactylus* te maken had, besloot hij in 1876 toch dat het een afzonderlijk geslacht moest zijn en noemde hij het dier *Pteranodon ingens*, gigantische vleugel zonder tanden’. Dit bleek een heel ander dier dan *Pterodactylus*. *Pteranodon* was

enorm, met een vleugelspanwijdte van ruim zeven meter. Dat was op zich al bijzonder, maar het feit dat het dier op zijn schedel ook nog een lange benige kam bezat maakte het tot een echte spectaculaire verschijning. *Pteranodon* is sindsdien een vast bestanddeel geworden van wat we mogen omschrijven als de ‘dinosauriërcanon’, een exclusieve club van de beroemdste ‘dinosauriërs’ waar ook *Brontosaurus* (tegenwoordig *Apatosaurus* genoemd), *Diplodocus*, *Tyrannosaurus*, *Dimetrodon* en *Ichtyosaurus* onder vallen. Trouwens, het feit dat het dier, evenals de Pelycosauriër *Dimetrodon* en de vishagedis *Ichtyosaurus*, geen dinosauriër is, doet daarbij schijnbaar niet echt ter zake (figuur 18).

Met het in ernst zoeken naar meer pterosauriërs begon ook de studie van de dieren een ander karakter aan te nemen. De Engelsman Harry Govier Seeley (1839 - 1909) wijdde een groot deel van zijn leven aan de bestudering van pterosauriërs, wat resulteerde in het boek *Dragons of the Air* uit 1901. In het boek verzet Seeley zich tegen het traditionele beeld van koudbloedige, slome zwevers en ziet hij vooral overeenkomsten met de fysiologie van vogels. Zo hadden pterosauriërs, evenals vogels, holle botten met een luchtzakkensysteem (zie ‘Aanpassingen aan het skelet om te vliegen’) dat een functie in hun ademhaling vervulde, een vier-kamerig hart en was ook de rest van het lichaam van (kleinere) pterosauriërs op actief vliegen ingesteld. Nergens vond Seeley enig teken van overeenkomst met de levenswijze van moderne reptielen.

Seeley's boek was invloedrijk maar moest opboksen tegen de heersende opinie van de tijd, die van dinosauriërs – en dus de in de publieke beleving daaraan verbonden pterosauriërs – langzame en domme dieren maakte, waarvan het een mirakel mocht heten dat ze niet veel eerder waren uitgestorven. Het was een wereld waarin enorme hompen vlees zich in *slow motion* van en naar elkaar begaven, ondersteund door water of zelfs ‘dikke lucht’, niet in staat om de veranderende tijden te verwerken. In het midden van de twintigste eeuw leek het pleit beslecht ten



Figuur 18. Pteranodon in een tegeltableau voorop het Berlijnse Aquarium (Heinrich Harder, 1913).

gunste van deze zienswijze; er bestond relatief weinig belangstelling voor paleontologie als wetenschap. Die slome duikelaars, die wetenschappers van dinosauriërs en hun verwanten hadden gemaakt, waren niet echt 'sexy' en er was al een tijdje geen nieuwe pterosauriërsoort meer gevonden.

Het is dan ook niet toevallig dat een opleving van de studie naar pterosauriërs pas plaatsvond, toen die naar hun neven – de dinosauriërs – ook optrad. Naarmate de jaren zestig vorderden stond een nieuwe generatie paleontologen op die een heel ander model voor dinosauriërs en pterosauriërs voor zich zagen: actieve, warmbloedige, agressieve (soms misschien te agressieve) dieren die het verdienden serieus genomen te worden. Het gevolg was een sterke ontwikkeling van de paleontologie als tak van wetenschap en een dino-mania onder het publiek die tot de dag van vandaag voortduurt.

VERDIEPING

Uitsterven

Het verdwijnen van soorten is net zo goed een deel van de evolutie als het ontstaan van soorten. Vaak gebeurt dit in golfbewegingen. De wereld heeft verschillende grote en kleine massasterftes gekend. De meest vernietigende was die aan het einde van het Perm: naar schatting 90 tot 95% van al het leven in de zeeën stierf uit en meer dan 70% van al het leven op land. Mede oorzaak hiervoor was een reeks extreme en langdurige vulkaanuitbarstingen in Siberië. Maar ook het eind van het Krijt was een tijd van catastrofale vernietiging. De enorm succesvolle dinosauriërs, maar ook andere diergroepen, werden weggevaagd toen een grote meteoriet – met een doorsnede van 10 tot 30 km! – zich in het schiereiland Yucatan in Mexico boorde. Dit betekende ook het eind van de pterosauriërs, maar niet voor de vogels terwijl een andere groep kleine, insectenetende zoogdieren uiteindelijk het luchtruim 's nachts zou gaan domineren: vleermuizen.



Pterosauriërs: een kennismaking

Pterosauriërs waren de eerste dieren met een wervelkolom die konden vliegen. Ze zijn verwant aan onze moderne reptielen. Eén van de vele groepen reptielen wordt gekenmerkt door een extra holte in de schedel – tussen de oogkassen en de neusholtes – wat een kenmerk is van de ‘Archosauriërs’, een groep waartoe ook krokodillen (figuur 19), dinosauriërs en vogels behoren. Maar pterosauriërs verschillen enorm van deze andere groepen. Daarom is het ook niet juist om te spreken over ‘vliegende dinosauriërs’.

Met welke reptielen zijn pterosauriërs het nauwst verwant? Het systeem van indelen van dieren en planten, dat ooit in de achttiende eeuw bedacht is door Carolus Linnaeus, gaat door de gebruikte kenmerken niet op. Er is er dan ook veel voor te zeggen om pterosauriërs in een aparte groep in te delen, in plaats van ze onder de reptielen de scharen.

Wanneer leefden pterosauriërs?

De eerste pterosauriërs komen voor in het Trias, ruim 200 miljoen jaar geleden (zie figuur 2), maar het is nog niet precies bekend waar deze pioniers van het luchtruim van afstammen en hoe dit proces zich voltrokken heeft. De oudste vondsten laten al dieren zien, die volledig zijn aangepast voor hun vliegende bestaan en voorlopers zijn nog niet gevonden of nog niet als zodanig herkend.



Figuur 19. Krokodillen zijn archosauriërs, net zoals pterosauriërs, omdat ze een extra holte in de schedel hebben tussen de oogkassen en neusholte. Boven: Schedel van een krokodil. Rechts: Mummie in het Egyptisch Museum, Cairo.



Trias

Gedurende het Trias (figuur 20) begon de landmassa Pangaea te scheuren. Grote delen van Noord Europa waren bedekt met woestijnen met grote, zeer zoute meren. Maar Zuid Europa was een grote, ondiepe zee met enorme riffen. Een nieuwe oceaan, genaamd Tethys, begon zich te vormen tussen Afrika en Europa. De meest massale sterfte die de aarde tot op heden zou zien, markeert het einde van het Perm en het begin van het Trias (meer over uitsterven hier boven). Het leven begon zich te herstellen van de verwoestende effecten, maar de evolutionaire kansen zijn door deze sterfte juist in een stroomversnelling gekomen. Hierdoor ontstonden grote, nieuwe diergroepen. Grote zeereptielen ontwikkelden zich in de oceanen, terwijl op het land de dinosauriërs en de eerste zoogdieren verschenen. In deze tijd ontwikkelde zich bij de gewervelde dieren het vliegen: de pterosauriërs. Tegen het eind van het Trias was de diversiteit van de dinosauriërs al enorm toegenomen en één groep vleesetende tweebeinige dinosauriërs waren de dominante rovers. Hoewel sommige van deze dieren enorme groottes bereikten, waren de meeste vrij klein en licht gebouwd.

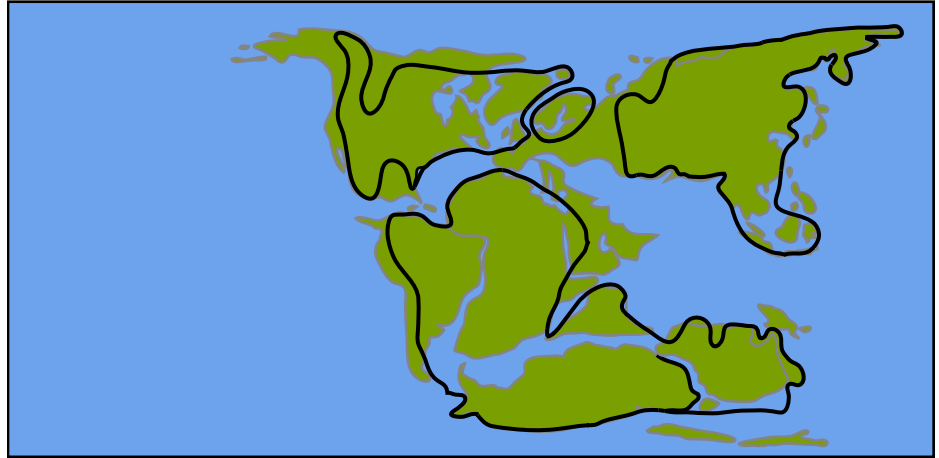
Jura

Een wereldwijde verhoging van de zeespiegel en adaptieve radiatie van zo ongeveer alles dat de massa sterfte aan het eind van het Trias had overleefd, markeert het begin van het tijdperk Jura (figuur 21). Adaptieve radiatie is het ontstaan van verschillende soorten uit een gemeenschappelijk voorouder om zich aan te passen aan en te kunnen leven in een andere omgeving. Het Jura is beroemd vanwege dinosauriërs zoals *Stegosaurus* en de zeer talrijke ammonieten (een uitgestorven groep inktvissen). Het is ook een periode van enorme toename in verscheidenheid aan leven. Sommige vissen, zoals *Leedsichthys* bereikten groottes die vergelijkbaar zijn met onze baleinwalvissen, terwijl gigantische mariene reptielen, zoals de pliosauriër *Liopleurodon*, de toproofdieren van de zeeën waren. Tijdens het Jura begon de Atlantische Oceaan zich te vormen. Er zijn zo goed als geen aanwijzingen voor



Figuur 20. De wereld tijdens het Trias (251 - 199,5 miljoen jaar geleden).

Figuur 21. De wereld tijdens het Jura (199,5 - 145,5 miljoen jaar geleden).



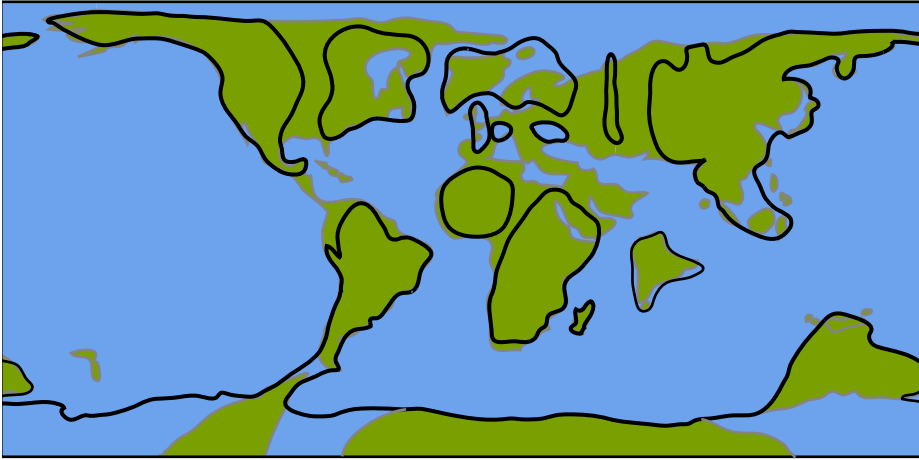
ijskappen en het tropische klimaat bevond zich veel verder noordelijk dan tegenwoordig. In het Jura zien we ook de eerste oervogels (zoals *Archaeopteryx*; figuur 22) en gevederde dinosauriërs (onder andere *Anchiornis*).

Krijt

Het geologische tijdvak Krijt (figuur 23) was een tijd van stijgend zeeniveau dat, aan het begin van het Laat Krijt, veel van grootste continenten van de wereld onder water had gezet. Europa stond bijna geheel onder water en grote binnenlandse zeeën bevonden zich midden in Afrika en Noord Amerika. De oorzaak van deze enorme stijging van de zeespiegel wordt gezocht in de snelle toename in het ontstaan van de Atlantische en andere oceanen, waardoor er meer hoge bergkammen op de oceaانبodem ontstonden. Een andere oorzaak is mogelijk de opwarming van de aarde geweest, waardoor de ijskappen smolten.

Figuur 22. *Archaeopteryx* is een theropod-dinosauriër met veren. Daarnaast heeft hij een bek vol met kleine, kromme tanden en vingers met klauwen aan zijn vleugels. Maar hij heeft geen vogelachtig bekken en -schouder en zou, zonder zijn veren, niet veel aandacht hebben gekregen toen hij in 1860 ontdekt werd. *Archaeopteryx* is een klassiek voorbeeld van een 'missing link' met kenmerken die je ook vindt in vleesetende dinosauriërs maar ook kenmerken van vogels: veren.





Figuur 23. De wereld tijdens het Laat Krijt (145,5 - 65,5 miljoen jaar geleden).

Maar waar er nog land was, bloeide het leven als nooit tevoren. Dinosauriërs gingen door met hun spectaculaire toename in verscheidenheid aan soorten, waarbij de vleeseters enorme afmetingen kregen: *Spinosaurus* was een 16 meter lange Noord Afrikaanse viseter, terwijl *Giganotosaurus* en *Tyrannosaurus* op grote dinosauriërs jaagden in Zuid- en Noord Amerika. In de oceanen zwommen de langnekplesiosauriërs en de roofzuchtige pliosauriërs bereikten steeds grotere afmetingen. Ze werden vergezeld van mosasauriërs en reuzenschildpadden. Ook de verscheidenheid aan zoogdieren nam toe. Sommige jaagden op kleine dinosauriërs en mogelijk ook op onze vliegende vrienden. Pterosauriërs waren nog steeds heer en meester van het luchtruim en ook hier werden grote afmetingen bereikt, waarvan *Quetzalcoatlus* met een spanwijdte van bijna tien meter een goed voorbeeld is. Vogels waren redelijk schaars in de Juraperiode, maar de verscheidenheid nam flink toe in het Krijt. Maar vogels en pterosauriërs waren waarschijnlijk geen concurrenten van elkaar, omdat ze zich aan verschillende leefomstandigheden hadden aangepast. Aan het eind van het Krijt stierven de pterosauriërs uit.

Waar leefden pterosauriërs?

In Brazilië zijn twee relatief nieuwe lagen gevonden met overblijfselen van pterosauriërs in overvloed: de Crato- en Santana Formaties in het Araripe Basin in noordoost Brazilië. Een vergelijkbaar geval is China, waar drie formaties, de Daohugou laag (inclusief de Tiaojishan Formatie) en de Yixian- en Jiufotang Formaties, spectaculaire vondsten hebben opgeleverd. Maar elders zijn ook nieuwe pterosauriërs gevonden, waaronder in Marokko, Argentinië en Mongolië. Fossielen van deze pioniers zijn over de hele wereld gevonden. Opmerkelijk is ook de vondst van verschillende nieuwe soorten in Solnhofen, Duitsland, ruim 200 jaar nadat het eerste fossiel van een pterosauriër dat daar werd gevonden, in 1784 werd beschreven.

Mark Vertelt

Quetzalcoatlus



Voor iedereen die de Azhdarchidae niet kent: het is een groep pterosauriërs met zeer lange, smalle schedels, nog langere nekken en lange achterpoten, maar met relatief kleine vleugels. Sommigen, zoals *Quetzalcoatlus* en *Hazegopteryx* waren zo groot als een giraffe en groot genoeg om een niet al te grof gebouwde pterosauriër-onderzoeker in zijn geheel door te slikken... Waarschijnlijk hebben ze de langste kaken van alle niet-mariene prehistorische dieren gehad...

Die lange, stijve nekken... Niet echt dynamisch want het dier kon niet veel meer dan zijn hoofd op en neer bewegen. Zijn nek liet namelijk slechts een klein beetje zijwaartse beweging



toe. Wat kun je daar eigenlijk mee? Nou... 'steltlopen'. Het waren steltlopers. Voor een dergelijke leefstijl hoefden ze ook niet een zeer beweeglijke nek te hebben! Zelfs hun vleugels kwamen overeen met die van de moderne ooievaars en ibissen. De literatuur bevestigde dit, maar geen van deze publicaties was gebaseerd op echt onderzoek. De eerste theorie was dat het specialistische aaseters waren, die, als een soort uit de kluiten gewassen gieren, hoog in lucht cirkelden om zich te voeden met de karkassen van dinosauriërs. Anderen kwamen tot de conclusie dat ze in de modderige kusten zochten naar ingegraven weekdiertjes, of in de ondiepe kustwateren op zoek waren naar kleine, smakelijke hapjes. Weer anderen zagen ze als zwemmende vissers of juist dieren die vanuit de lucht naar beneden doken om de vis uit het water te graaien (zie 'Mark vertelt: *Anhanguera*', pp. 81-83) of met hun onderkaak door het water ploegend zoals schaarbekken dat doen..

Tja... maar zelfs een vluchtige blik op onze moderne dieren suggereert dat deze gigantische pterosauriërs niet één van deze dingen konden doen! Moderne dieren, met vergelijkbare manieren van voedsel vergaren, zijn zeer gespecialiseerde dieren die miljoenen jaren van evolutionaire fine tuning achter de rug hebben. De meeste aanpassingen hebben geleid tot een andere manier van leven.

Met de extreem smalle kaken van bijvoorbeeld de schaarbekken, zou het afscheuren van stukken vlees van een karkas onmogelijk zijn, ter-



Quetzalcoatlus worden ook wel de ooievaars van de oertijd genoemd. Hier de prachtige zadelbekooievaar.



wijl de kaken van een echte aaseter niet geschikt zijn om in de grond naar wormen en dergelijke te zoeken. Niet eenvoudig om er achter te komen waar deze gigantische pterosauriërs hun honger mee stilden, maar met genoeg fossiel materiaal en vooral de dingen simpel en logisch te houden met betrekking tot bijvoorbeeld de plaatsen waar de fossielen gevonden zijn, moet het lukken. Om met het laatste te beginnen: eenvoudig door naar de geologische omstandigheden te kijken van de vindplaatsen van de fossielen – maar ook naar de fossielen die in dezelfde lagen zijn gevonden – werd het duidelijk dat meer dan de helft van de fossielen (inclusief de meest complete, gearticuleerde skeletten en de vindplaatsen waar verschillende individuen tezamen zijn gevonden) in het binnenland zijn gevonden. Slechts een handvol vondsten komen uit een waterrijke omgeving. En deze laatste zijn ook nog eens de meest frag-

mentarische van allemaal. Met andere woorden, de dieren van binnenlandse vindplaatsen stierven waar ze door de paleontoloog gevonden zijn of op zijn minst daar heel dichtbij. Naarmate een karkas langer door, bijvoorbeeld, water getransporteerd wordt, valt het sneller uiteen en is het langer blootgesteld aan externe factoren – zoals aaseters. En dat is precies wat we zien bij de fossielen uit waterrijke omgeving. De volledige dieren zijn zeer snel bedolven geraakt, terwijl de geïsoleerde botten waarschijnlijk een tijd lang hebben rondgezworven. Dit alles wijst erop dat de dieren hun leven sleten in uiterwaarden en bossen en niet op het strand of bij de zee. Nu wil het geval dat het idee dat deze reuzen toch bij het water zouden leven, nog steeds aanhang heeft. De dode dieren landinwaarts zouden dan dieren zijn, die gestorven zijn op hun tochten van de ene kust naar de andere. Maar dit is zo ongeveer

hetzelfde als het suggereren dat *Tyrannosaurus rex* eigenlijk een strandbewoner was en dat de talrijke vondsten in binnenlandse sedimenten het gevolg is van sterfte tijdens migratie: nogal vergezocht, toch? Een veel simpeler en beter door data ondersteunde verklaring is dat deze dieren gewoon landinwaarts hebben geleefd!

Maar als we nu eens het skelet vergelijken met dat van moderne dieren, die dezelfde niches bevolken zoals die voor deze grote pterosauriërs zijn voorgesteld? Een 'niche' wordt door NCB Naturalis op de website www.natuurinformatie.nl geschreven als: *"Ieder organisme vervult een bepaalde functie binnen de gemeenschap waarin het leeft. We kennen bijvoorbeeld de functies planteneeter en vleeseter. Zo'n functionele plek heet niche. In verschillende continenten worden dezelfde niches vaak door heel verschillende organismen bezet. Zo wordt de niche van 'grote grazers' in Noord-Amerika bezet door de bizon, in Afrika door zebra's en antilopen en in Australië door kangoeroes."*

Dus: zouden deze grootste pterosauriërs ooit als gieren hebben kunnen leven? De vleugels, relatief kort en breed, waren uitermate geschikt voor vliegen in een inlandse omgeving, omdat ze prima opwaartse krachten bij het opvliegen genereren in een milieu met verschillende wind condities. Daarnaast zouden de dieren minder snel hun kleinere vleugels verwonden bij de aanwezigheid van veel vegetatie. Het is goed mogelijk dat de Azhdarchidae-pterosauriërs de thermiek gebruikten, zoals ook veel moderne roofvogels dat doen. Er kan dus weinig discussie over zijn dat deze grote pterosauriërs in staat waren rond te zweven op zoek naar aas, maar hoe zouden ze het dan eten als ze het vonden? Dit was minder gemakkelijk dan het lijkt. Hoewel de grootte de meeste andere aaseters angst ingeboezemd moet hebben en de pterosauriërs daardoor misschien als eerste konden eten, kon het met de lange, stijve nek en de grote schedels niet tot diep het karkas binnendringen, waardoor veel van het voedsel onbereikbaar bleef. Hun kaken waren ook niet uitgerust met een 'vleeshaak' zoals de moderne vliegende aaseters en dus is het onwaarschijnlijk dat ze

specifiek aangepast waren om lichamen uiteen te rijten. Dit neemt natuurlijk niet weg, dat ze opportunistisch waren en zo nu en dan best aan een karkas geknabbeld kunnen hebben.

Waarom zouden ze dan niet in de Mesozoïsche moerassen en meertjes rondgestapt hebben om daar met hun bek in de modder de wroeten op zoek naar voedsel? Nou, het is nogal moeilijk om erachter te komen waar iets te eten verborgen zat, want er is geen aanwijzing gevonden dat ze sensoren hadden. Deze dicht op elkaar zittende 'pitjes' vormen een gevoelig instrument, dat moderne vogels alle informatie over de ondergrondse situatie geeft die ze nodig hebben om zo te weten te komen waar zich voedsel zou kunnen bevinden. Daarnaast is het natuurlijk veel eenvoudiger om je bek in het zand of in de modder te steken als hij erg smal en gestroomlijnd is in plaats van zo'n diepe, hoge kaak als *Quetzalcoatlus*. En hoe moet je dan een hapje te pakken krijgen als je, zoals in pterosauriërs, alleen aan de achterkant van de kaak een gewricht met de schedel hebt? Moderne vogels die in de bodem naar voedsel zoeken, hebben een tweede gewricht meer naar voren, wat hun de mogelijkheid geeft de tip van de snavel te openen zonder hun bek zelf. Dit is natuurlijk erg handig als je snavel in de modder zit! Dus deze manier van voedsel vergaren is niet voor onze reuzen weggelegd.

Zwemmen dan? Nou, Azhdarchidae-pterosauriërs zijn zo'n beetje het minst aangepast aan water van alle pterosauriërs. Hun lange, slanke ledematen en smalle handen en voeten waren weinig bruikbaar om in het water voort te bewegen. De bouw van het skelet sluit ook uit, dat ze hun prooi met hun poten uit het water grissen. Zowel de handen als voeten zaten ingebed in vlieghuid en dus zouden ze volledig van hun bek afhankelijk zijn voor het vergaren van voedsel. De lange nek en schedel zijn niet wat je zou verwachten van een roofdier dat kan vliegen. Moderne roofvogels, die op hun bek vertrouwen om prooi te pakken, hebben grote, gapende bekken en korte nekken, gecombineerd met een grote wendbaarheid. *Quetzalcoatlus* en zijn verwanten hebben geen van deze aanpassingen.



Vis vangen op de vlucht is een erg populaire theorie bij paleontologen als suggestie voor voedselvergaring, maar is slechts door een kleine groep pterosauriërs gebruikt en niet door Quetzalcoatlus.

Vis vangen in de vlucht is erg populair bij paleontologen als suggestie voor voedselvergaring (zie 'Mark vertelt: *Anhanguera*', pp. 81-83), maar voor de Azhdarchidae is dit erg vergezocht. Die rare lange, stijve nek kan simpelweg niet genoeg buigen op de manier die nodig is om vis uit het water te pakken tijdens vlucht. Momentum is hier het probleem. Het lichaam van vogels die op deze manier vissen, beweegt naar voren, maar het hoofd moet gebogen worden onder het lichaam om de prooi uit het water te kunnen pakken. De vis hangt, ten opzichte van het vliegende gevaar, stil in het water. Dus heb je een zeer flexibele nek



▲ ► *Schaarbekken klieven met hun onderkaak door het water (zie ook 'Mark vertelt: *Anhanguera*', pp. 81-83).*

nodig en die hebben deze grote pterosauriërs eenvoudigweg niet. Het belang van een flexibele nek is zelfs groter dan bij vogels die met hun onderkaak door het water klieven zoals schaarbekken: bij impact met een prooi (of per ongeluk met een tak, steen of de grond bijvoorbeeld) wordt de kop plotseling en met grote kracht onder het lichaam geklapt. De nek fungeert dan als stootkussen voor deze bedoelde maar ook onbedoelde botsingen.

Bij *Quetzalcoatlus* zou dit tot serieuze neklachten hebben geleid. Daarnaast is deze manier van voedselvergaring, dus met je onderkaak door het water klieven, een uiterste specialisatie en komt alleen voor bij een paar vogelsoorten die door allerlei evolutionaire obstakels hebben moeten overwinnen om *überhaupt* effectief genoeg te kunnen vissen. Eén van de belangrijkste aanpassingen is de stroomlijning van de onderkaak tot een dikke vergelijkbaar met een mes, zodat de weerstand in het water tot een uiterst minimum beperkt is. Tegelijkertijd is de kaak hoog en relatief robuust om de impact tijdens het scharen te kunnen weerstaan. Om dezelfde reden is het kaakgewricht enorm verstevigd en de spieren zijn voldoende gegroeid om de krachten te kunnen weerstaan. Niet één Azhdarchidae-pterosauriër heeft kenmerken zoals deze, maar juist het tegenovergestelde: ze hebben slanke kaken met afgeplatte bijtvlakken, relatief kleine spieren en een nogal fragiel kaakgewrichtje. In combinatie met de stijve nek maakt het dat deze manier van vissen voor hen niet werkt.



Waden in water is een leefwijze die veel minder energie en aanpassingen vergt. *Quetzalcoatlus* en de zijnen behoorden tot een groep pterosauriërs, die behoorlijk goed uitgerust waren om op land te leven. Veel lopen moet dan ook geen probleem geweest zijn. Hun lange poten kwamen enorm goed van pas om door het lage water te lopen en hun stijve nekken, het grote probleem bij andere theorieën, is nu geen probleem meer. Ze hoefden alleen maar hun nek een beetje te buigen om met hun bek het voedsel, dat ruimschoots voor handen was op de grond, te pakken. De enorme kaken komen dus heel goed van pas, omdat ze er voor zorgen dat hun nek niet zo veel gebogen hoeft te zijn om tot de grond te reiken. Zo, dat lijkt duidelijk. Maar de sporen die in Korea gevonden zijn, gooien roet in het eten. Simpel gezegd, voor de grootte van hun lichaam zijn de handen en voeten wel erg klein. Als je door water wilt waden met een zachte ondergrond, dan wil je grote voeten hebben met tenen die je wijd uiteen kunt spreiden, zodat je een zo groot mogelijk oppervlakte hebt om het gewicht te verdelen en dus niet tot je knieën in de modder weg zakt. Dit is natuurlijk helemaal een probleem voor de grootste van alle Azhdarchidae, die naar schatting 250 kg weegt!

Hm..., wellicht hebben we toch teveel het vastgeroeste idee – dat alle pterosauriërs in en om water leefden – in onze gedachten gehad. Wat zou er gebeuren als we ze, bij wijze van spreken, vast zouden zetten aan een paal in een omgeving ver weg van rivieren, meertjes en moerassen? Wat zouden ze dan gaan doen als ze honger krijgen? Nou, kleine handen en voeten hebben heeft een groot voordeel bij lopen op droge ondergrond

en kost zelfs minder energie dan wanneer je met grote handen en voeten rond moet stappen! Daarnaast waren de hielen en tenen voorzien van kussentjes (zie figuur 71) en dat maakt het lopen en staan natuurlijk een stuk comfortabeler en geeft veel bescherming. Lange ledematen zijn ook een bonus, want je legt een grotere afstand af en dus vergroot je de efficiëntie bij lopen. Eén van de sporen die gevonden zijn – de langste die ooit gevonden is meet zeven meter! – onthulde nog een interessant gegeven. De meeste geavanceerde pterosauriërs hadden hun ledematen een beetje schuin naar buiten staan, maar deze reuzen hadden hun ledematen juist veel meer onder het lichaam en combineerden dit met de efficiënte, rechttopgaande houding van zoogdieren en vogels. Ledematen direct onder het lichaam heeft een enorm voordeel en is het meest efficiënte en stabiele platform om hun massieve lichamen te ondersteunen. Dus *Quetzalcoatlus* was een perfect aangepast landdier, meer dan de meeste andere pterosauriërs.

Je kunt verwachten dat een *Quetzalcoatlus* alles oppikte wat maar eetbaar was, van insecten tot vruchten en baby dinosauriërs... ‘Hapklare’ kan immers nog vrij groot zijn als je een schedel hebt die meer dan twee meter lang is! Er zijn nogal wat moderne vogels die een vergelijkbare leefwijze er op na houden. Ooievaars en neushoornvogels bijvoorbeeld, terroriseren de Afrikaanse graslanden op zoek naar hapklare gewervelde dieren. In de plaat zien we de monsterlijk grote *Quetzalcoatlus* op strooptocht over de Krijt-prairies. Het dier rechts heeft net een baby-*Titanosauriër* te pakken, waarvan fossielen in dezelfde aardlagen zijn gevonden als de pterosauriër-fossielen.

Solnhofen, Zuid Duitsland

De mens heeft een lange geschiedenis met de kalksteen uit Solnhofen, de zogenaamde Solnhofen *Plattenkalk* (figuur 24). Deze rotsen komen op verschillende plaatsen in Zuid Duitsland aan de oppervlakte. Ze worden al sinds de Steentijd door de mens afgegraven voor bouw materiaal en voor het gebruik in de grafische industrie. De perfect vlakke, millimeter dikke kalksteenplaten worden ook nu nog voor deze toepassingen gewonnen. De winning is erg eenvoudig: grote platen wor-



Figuur 24. Solnhofen in het zuiden van Duitsland. Hier is, naast vele soorten pterosauriërs en andere dieren, ook de beroemde oervogel Archaeopteryx gevonden.

den horizontaal gespleten met hamers en beitels, net zoals generaties geleden. Dit is een zeer arbeidsintensief werk, maar door de jaren heen hebben de arbeiders wel een zesde zintuig ontwikkeld voor fossielen die in de steen zitten.

De fossielen waren zelfs van belang voor onze Paleolithische voorouders, maar ze worden pas sinds de vroege achttiende eeuw wetenschappelijk bestudeerd. Solnhofen, dat vroeger een ondiepe lagune was met grote riffen, geeft ons een uniek kijkje terug in de tijd. De kalksteen is zo fijn dat zelfs kwallen, die uit meer dan 90% water bestaan, zijn gefossiliseerd.

Met een dergelijk kwaliteit is het niet verbazingwekkend dat we veel weten van de Solnhofen Jura fauna. Planten, insecten, molluscan (weekdieren), stekelhuidigen, vissen, mariene reptielen, hagedissen, krokodillen, dinosauriërs, pterosauriërs en vogels zijn bekende fossielen uit Solnhofen. Maar misschien wel het meest beroemd zijn de restanten van *Archaeopteryx* (zie figuur 22), de eerst gevonden oervogel die we kennen en die sinds zijn ontdekking in 1860 zoveel discussie heeft losgemaakt.

Pterosaurologen hebben een zwakke plek voor Solnhofen, want hier komt de eerste fossiele pterosauriër vandaan die ooit beschreven is (zie 'Een korte geschiedenis van onze relatie met een buitenissig dier' en figuur 14). Nu, meer dan twee eeuwen later, worden er nog steeds veel fossielen gevonden, waaronder die van pterosauriërs. Tegenwoordig zijn er op zijn minst twaalf 'Solnhofen'-soorten bekend, waaronder de zeemeeuw-achtige *Rhamphorhynchus* (figuur 25), de insecten-



Figuur 25. Een voorbeeld van een fossiel van Rhamphorhynchus muensteri. Let ook op de bewaard gebleven vlieghuid.



10 cm

eter *Anurognathus* (figuur 26), de lepelaar-imitator *Gnathosaurus* (figuur 27) en verschillende soorten *Pterodactylus* (zie figuren 6 en 14). Sommige soorten, zoals *Anurognathus*, zijn bijzonder zeldzaam, maar andere soorten zijn zo talrijk, dat we zelfs de ontwikkeling van baby-pterosauriër naar volwassen exemplaren in kaart kunnen brengen. Ondanks de langste geschiedenis als pterosauriër-vindplaats in de wereld, is er nog steeds veel te leren van de Solnhofen *Plattenkalk*.



Figuur 26. Eén van de vroege pterosauriërs, Anurognathus, was een insecteneter. Dit is een van de allerkleinste pterosauriërs met een spanwijdte van ongeveer 40 cm.

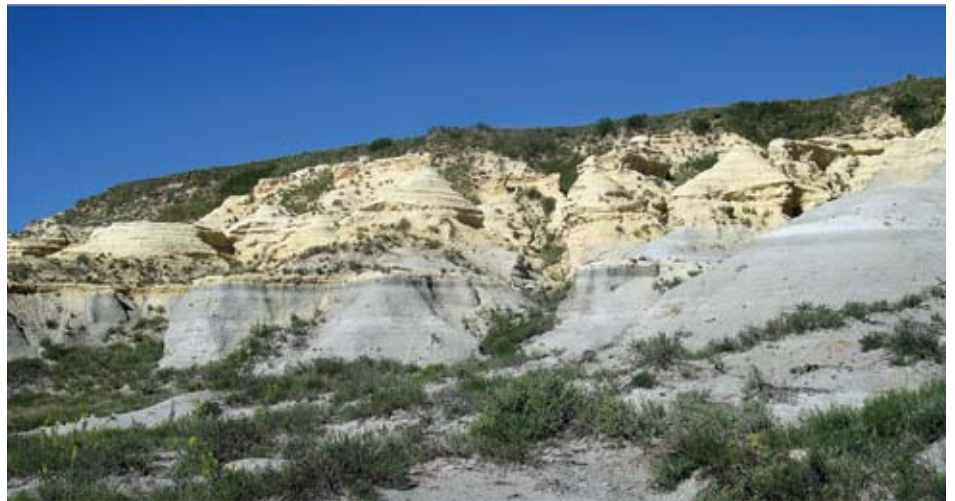


10 cm

Figuur 27. Gnathosaurus is waarschijnlijk een 'filteraar' geweest: zijn gebit bestaat uit vele lange, dunne tanden. Hier de schedel gezien van de onderkant.

Niobrara Formatie, Kansas, Verenigde Staten van Amerika

Ten tijde van het Laat Krijt was Noord Amerika in tweeën gespleten door een ondiepe zee, die grote delen van centraal Amerika bedekte. Deze zee zouden wij later herkennen als de Rocky Mountains, de Appalachen en grote delen van Canada. De ontelbare skeletjes van kalkhoudende dieren die in deze *Western Interior Seaway* leefden, zorgden voor een kalksteen formatie met een excellente weergave van een compleet marien ecosysteem van miljoenen jaren geleden. Reuzen-oesters, enorme mariene reptielen, haaien, vissen, zwemvogels en enkele van de meest spectaculaire pterosauriërs zijn slechts enkele voorbeelden van dit paleontologische paradijs. Hoewel de resten van deze oerdieren door heel Noord Amerika gevonden kunnen worden, is het meest complete bestand te vinden in de zogenaamde Smoky Hill-lagen van de Niobrara Formatie in Kansas (figuur 28). Deze vindplaats wordt onderzocht sinds de jaren zestig van de negentiende eeuw en vele beroemde verzamelaars en paleontologen, waaronder verschillende leden van de Sternberg familie, Othniel Marsh



Figuur 28. De Smoky Hill liggen in Gove County, Kansas (Verenigde Staten van Amerika). Pteranodon en Nyctosaurus zijn de enige pterosauriër-soorten die hier gevonden worden.

en Edward Drinker Cope, hebben meegeholpen die geschiedenis gestalte te geven. Met zijn 150 jaar van onderzoek en verzamelen is de Niobrara Formatie één van de best bekende Mesozoïsche mariene ecosystemen in de wereld.

De Smoky Hill-lagen zijn om verschillende redenen van belang voor pterosaurologen. De vondst in 1870 van pterosauriërs was de eerste indicatie dat deze dieren ook voorkwamen in de Nieuwe Wereld. Hoewel enkele kleine fragmentjes uit Engeland al min of meer aangaven dat vliegende reptielen echt groot konden worden, waren het de vondsten uit Kansas die de eerste *echte* aanwijzing gaven dat pterosauriërs reusachtige afmetingen konden krijgen. De ontdekker van deze 'Kansas-pterosauriër', Othniel Marsh (figuur 29) schreef in zijn eerste publicatie in 1871 over deze vondsten dat de vleugelspanwijdte niet minder dan 20 *feet* kon zijn (zes meter). Je kunt hem bijna van zijn stoel zien vallen van verbazing bij een dergelijke ontdekking. Maar daarnaast waren de Smoky Hill-pterosauriërs ook de eerste pterosauriërs die duidelijk tandeloos waren, een ontdekking die in contrast stond met de vondsten in Europa van dieren die wel allemaal tanden hadden.

Maar al snel werden meer complete vondsten gedaan en tegenwoordig zijn de Niobrara-vondsten één van de omvangrijkste collecties van pterosauriërs. Maar vergeleken met andere vindplaatsen heeft Smoky Hill een nogal beperkte fauna: er zijn slechts drie soorten gevonden, die allemaal ook nog eens tot dezelfde groep behoren. Het best bekend is *Pteranodon* (zie figuur 8 en ook 'Mark vertelt: *Pteranodon*', pp. 92-95), maar de kleinere *Nyctosaurus* – met een spanwijdte van ongeveer twee meter (zie



Figuur 29. Othniel Marsh met 'zijn' Pteranodon.

‘Mark vertelt: *Nyctosaurus*’, pp. 72-73) – is een echte beroemdheid geworden vanwege zijn buitensporige gewei-achtige kam. *Nyctosaurus* is relatief zeldzaam, maar *Pteranodon* is bekend van meer dan 1100 individuen. Sommige van deze individuen zijn vertegenwoordigd door relatief complete skeletten, anderen echter door individuele botjes. Deze overvloed aan fossielen betekent dat *Pteranodon* één van de meest bestudeerde en best begrepen pterosauriërs is.

Smoky Hill is dus niet zo zeer belangrijk vanwege de diversiteit aan pterosauriërs, maar juist vanwege de grote hoeveelheden fossielen van één soort.

Meer diepte geven aan pterosauriërs: De Araripe lagerstätte in Brazilië

Vòòr 1970 was er geen enkele aanwijzing dat Brazilië fossielen van pterosauriërs zou opleveren die tot de beste van de wereld behoren. Tot 1970 namelijk was er slechts één botje beschreven. Maar een vondst in 1971 in het Araripe Basin, een grote uitloper van de Vroeg Krijt afzettingen in noordoost Brazilië, heeft deze hoek van Zuid Amerika echt op de kaart gezet (figuur 30). Deze en daarop volgende vondsten zijn een onvervangbaar onderdeel van modern pterosauriër-onderzoek.

De eerste Araripe pterosauriër-fossielen komen uit afzettingen die bekend staan als de Santana Formatie, een vindplaats met ongewoon goede condities voor fossilisatie. De kwaliteit van deze fossielen zijn dan ook volstrekt uniek. In plaats van platgedrukte botten, zoals bijvoorbeeld bekend uit Solnhofen (zie figuur 6), zijn deze fossielen geheel onverstoord en driedimensionaal bewaard. De kwaliteit is zo goed dat zelfs de millimeter dikke spanten binnenin de botten nog intact zijn (zie figuur 66). In het begin waren de vondsten nogal schaars maar gedurende de jaren 70, 80 en 90 van de vorige eeuw werden steeds meer en betere vondsten gedaan tot bijna complete skeletten aan toe. Daarnaast, en dat is zeer uitzonderlijk, kwamen regelmatig vondsten van fossielen aan het licht waarbij de zachte delen zoals huid bewaard zijn gebleven. Het geheim van deze driedimensionale conditie is te vinden in de kalksteen nodules (zie figuur 9), de naam die paleontologen gebruiken voor de klompen kalksteen waar de pterosauriër-botten in zitten. De kalksteen zet zich af rond de botten van de skeletten, waardoor de botten beschermd worden tegen verplettering door sedimenten die daarboven afgezet worden.

Het belang van deze driedimensionale fossielen van een dergelijke kwaliteit voor de paleontologie kan niet genoeg benadrukt worden. De Santana-fossielen lieten voor het eerst details van de bouw van de vlieghuid zien, die tot dan toe niet bestudeerd konden worden. Maar daarnaast maken de driedimensionale eigenschappen de botten bij uitstek geschikt voor laboratorium analyses. Deze redenen maakt Santana een hele speciale vindplaats, juist om het feit dat de Thalassodromidae-pterosauriërs – dieren met grote koppen en enorme kammen op hun kop die veel weg hebben van zeilen – alleen hier gevonden zijn (figuur 31).

Maar we zijn er nog niet. Overblijfselen die in 1994 zijn gepubliceerd, blijken van een andere afzetting slaag in het Araripe-gebied afkomstig te zijn: de Crato Formatie. Deze afzetting is iets ouder dan de Santana Formatie en is niet alleen bekend vanwege de pterosauriër-fossielen (dit geldt overigens ook voor de Santana Formatie): planten, insecten, vissen en verschillende andere typen fossielen zijn



Figuur 30. Het Araripe basin in noordoost Brazilië met de plaatsjes Nova Olinda en Timorante.

afkomstig uit de Crato-lagune. Vroeger was deze lagune een grote watermassa en onderhevig aan een cyclus van zoet en zout water, blijkbaar in combinatie met een zuurstofloze bodem. Hierdoor kon alles wat op de bodem terecht kwam ongestoord fossiliseren. De Crato-fossielen zijn niet driedimensionaal bewaard zoals die van de



Figuur 31. Thalassodromeus sethi met zijn gigantische kop, is alleen bekend uit Brazilië.

Santana Formatie. Het zijn namelijk plaatfossielen zoals we die ook uit Solnhofen kennen, maar er zijn veel meer fossielen waarbij ook de zachte delen van een organisme bewaard zijn gebleven (zie figuren 6, 69 en 71).

Twee fossielen zijn de eerste bewijzen dat sommige pterosauriërs kammen hadden die als keratine verder doorliepen dan het voorste deel van bot (zie figuur 7). Keratine is hetzelfde materiaal waar ook nagels van zijn gemaakt. Sommige 'Crato-kammen' maken 80 procent uit van de zijkant van de schedel en zijn daarmee, naar verhouding, de grootste schedelkammen van welke diersoort dan ook. Daarnaast zijn er verschillende Crato-fossielen met zeer goed bewaarde fragmenten van de vlieghuid, de weke delen van de kaken, klauwen en geschubde voetkussens (zie figuur 71). Het lijkt er echter wel op dat deze bijzonder goede bewaaromstandigheden ten koste gaat van volledigheid: we hebben (nog) geen volledig Crato-skelet. Sterker nog, geen enkele van de Crato-schedels zijn gevonden tezamen met delen van het post-craniale skelet en, ironisch genoeg, het enige complete post-craniale skelet heeft geen schedel! Maar er is geen reden om aan te nemen dat er geen volledig skelet gevonden gaat worden. In de tussentijd maakt de mate van zichtbare details van de weke delen van de Crato-fossielen de bizarre selectieve fossilisatie meer dan goed.

De Liaoning provincie in China

Er zijn maar weinig locaties die onze kennis van de Mesozoïsche wereld zo veranderd heeft als de Liaoning provincie in China (figuur 32). De Liaoning vindplaatsen zijn al in de twintiger jaren van de vorige eeuw door een Amerikaanse geoloog ontdekt, maar het duurde nog 60 jaar voordat de unieke eigenschappen werden gewaardeerd. Tegenwoordig beschouwt de paleontologie Liaoning als de meest volledige kijk naar een inlands Mesozoïsch ecosysteem dat we kennen. Fossielen



Figuur 32(a). Tugulu, China.

van planten, schelpdieren, insecten, vissen, amfibieën, salamanders, zoogdieren en – wellicht het beroemdste – gevederde dinosauriërs komen in grote getale voor uit de Midden Jura- en de Vroeg Krijt afzettingen. En vaak zijn de fossielen completer en gedetailleerder dan die van andere vindplaatsen. Daarnaast heeft Liaoning niet alleen veel van de beste exemplaren van reeds bekende dieren voortgebracht, maar heeft de paleontologie ook veel geleerd over tot dan toe onbekende Mesozoïsche diergroepen. Het is niet overdreven te zeggen dat, opstomend naar de eenentwintigste eeuw, de ogen van de meeste paleontologen op Liaoning gericht zullen zijn.

De oorzaak van de verbazingwekkend goede fossilisatie van de organismen ligt in de ultra fijne, soms papierdunne laagjes modder. Deze gelaagde afzettingen, die in sommige gevallen bijna letterlijk op de pagina's van een boek lijken, zijn afgezet op de bodem van een serie diepe meren die tussen zandsteen en vulkanische afzettingen gesandwiched zijn. Deze afzettingen is alles wat over is van een systeem van rivieren, die de meren en het stof en de as van de lokale vulkaaneruptions doorkruisten. De bodems van de prehistorische meren waren erg onvriendelijk voor leven en elk organisme – levend of dood – dat daar terecht kwam, was veilig voor aaseters en verrotting. Prima omstandigheden voor fossilisatie dus. Het feit dat Liaoning een turbulente, meer recentere vulkanische geschiedenis heeft, maakt het des te opmerkelijker dat we zoveel fossielen van dit gebied hebben.

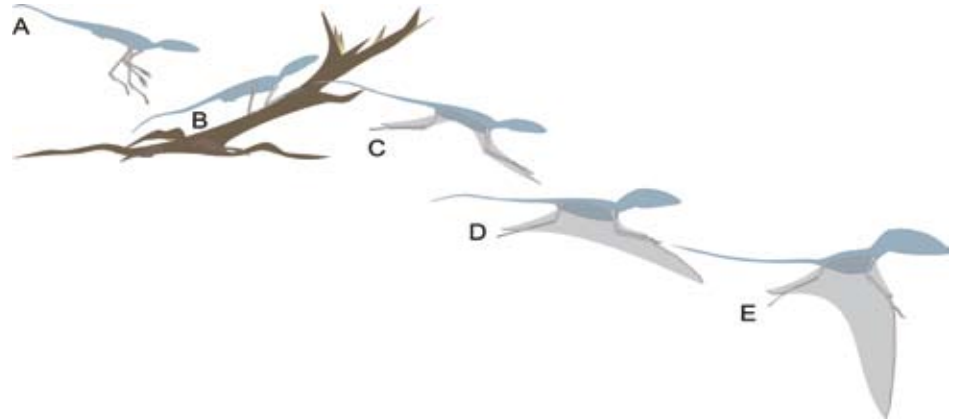
Het is niet zo raar dat pterosauriërs goed vertegenwoordigd zijn, gezien de compleetheid van de Mesozoïsche fossiele fauna in de Liaoning-vindplaatsen. Er zijn meer dan 20 soorten bekend, maar het is vrijwel zeker dat in de toekomst vele van deze soorten als varianten van reeds bestaande soorten zullen worden gezien. Toch zijn er spannende, compleet nieuwe groepen van de minder geavanceerde pterosauriërs beschreven. Ook heeft Liaoning fossielen opgeleverd van groepen waar we eerst alleen maar fragmentarische resten van hadden, waardoor we bijvoorbeeld eindelijk meer zekerheid krijgen over de anatomie van het skelet van Tapejaridae- en Istiodactylidae-pterosauriërs.

Maar *Darwinopterus* is misschien wel de belangrijkste ontdekking uit dit gebied. Deze pterosauriër vormt een brug tussen de minder geavanceerde vroege pterosauriërs en de latere, meer geavanceerde groepen. Daarnaast levert dit fossiel inzichten in enkele fundamentele processen van evolutie zelf! Andere vondsten hebben een ongelooflijk goede fossilisatie van zachte delen, waardoor zelfs de interne structuur van de vlieghuid, lichaamsbedekking en kleur bestudeerd kunnen worden. Sterker nog, als we de recente analyse-methode van dinosauriërs van deze vindplaatsen kunnen gebruiken voor pterosauriërs, dan hebben we mogelijk een handvat om de kleur van pterosauriërs te reconstrueren, iets wat tot voor kort ondenkbaar was. Alsof het nog niet genoeg is, Liaoning heeft de wetenschap twee van de drie pterosauriër-eieren gegeven, wat natuurlijk een essentiële contributie is voor onze kennis van de voortplanting.

In Liaoning zijn nog vele onontgonnen groeves en het is daarom zonder twijfel dat deze vindplaats in China ons van tijd tot tijd zal blijven verrassen en het belang voor de paleontologie, inclusief die van pterosauriërs, zal blijven verhogen.



Figuur 32(b). Een jongeman, die verdacht veel lijkt op een bekende Engelse pterosauroloog, poserend voor de Yixian Formatie in China.



Figuur 33. De hypothetische evolutie van het vliegen bij de pterosauriërs.

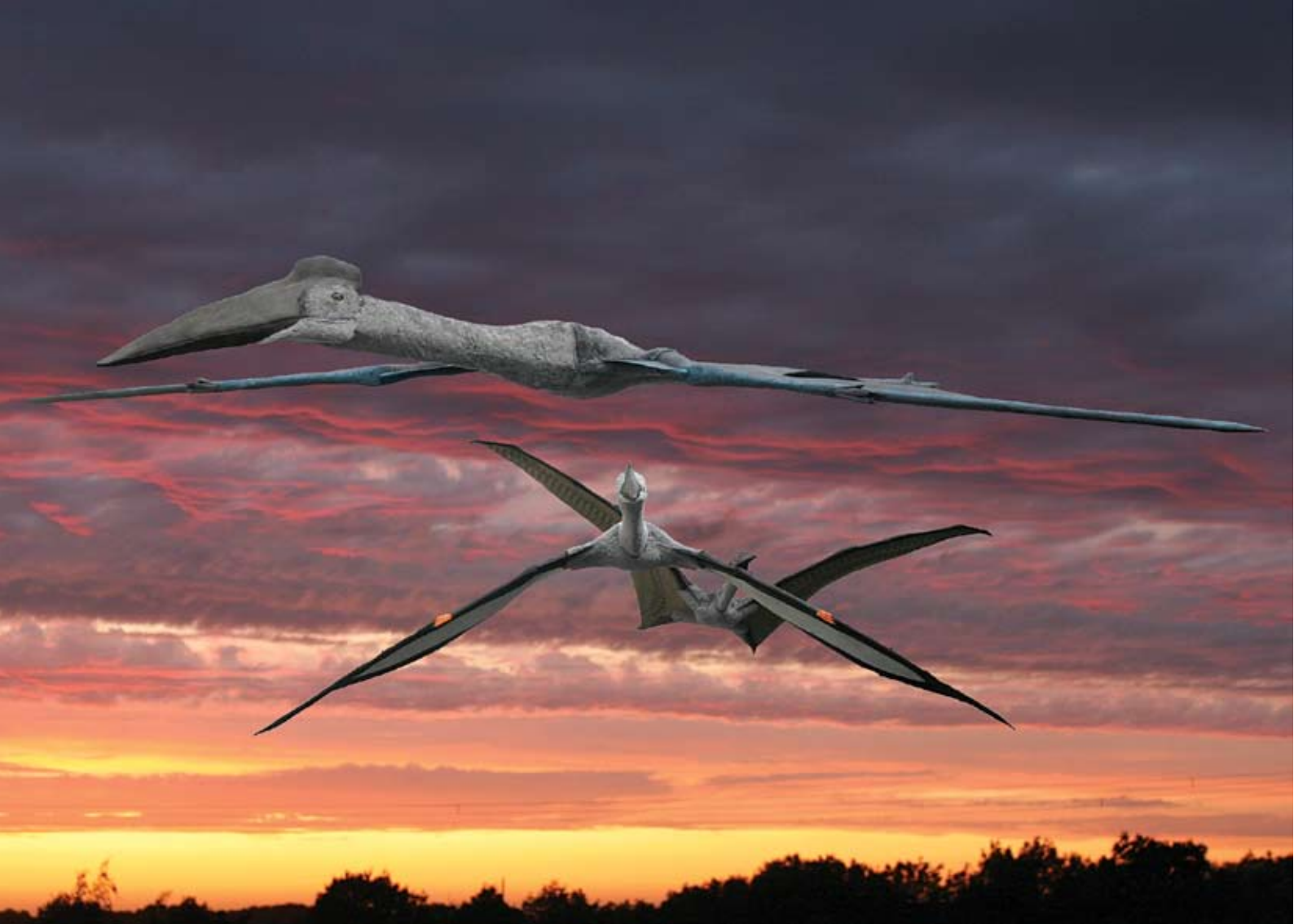
Evolutie

Naar het lijkt heeft zich de overgang van niet-vliegende, mogelijk zwevende dieren naar een vliegende pterosauriër voltrokken in de bossen van het Midden Trias (figuur 33). Helaas, een dergelijke omgeving levert bijna geen fossielen op, waardoor de zoektocht naar de allereerste pterosauriërs wellicht voor niets is.

▼ *Figuur 34. De basale pterosauriër Rhamphorhynchus verschilde nogal van de latere, meer ontwikkelde vormen. Zo hadden ze bijvoorbeeld een lange, onbuigzame staart. Deze beide fossielen behoren tot de beste exemplaren uit de collectie van het beroemde Teylers Museum in Haarlem.*

De eerste ons bekende vliegende reptielen waren nogal primitieve dieren, die behoorlijk verschilden van de latere, meer ontwikkelde pterosauriërs. Zo hadden ze een lange, stugge staart (figuur 34) met een vaantje op het eind (zie figuur 50), meestal een naar verhouding kleine, gedrongen kop (die met *Eudimorphodon* uit het Jura voor het eerst al serieus langer is), korte vleugels en een voet met een naar buiten staande teen. Deze teen werd gebruikt om de vlieghuid tussen de achterpoten (*cruropatagium*) te spannen. De middenhandsbeentjes zijn kort in plaats van juist erg lang, zoals bij de latere soorten (zie figuur 34). Alle vroege pterosauriërs hebben tanden: tandeloosheid is een relatief late ontwikkeling en zien we pas in





het Krijt verschijnen. De vroegste pterosauriërs zijn slechts klein. Pas in het Krijt neemt de grootte spectaculair toe met giganten zoals *Quetzalcoatlus* die een spanwijdte van tien meter konden bereiken (figuur 35).

Jarenlang werden pterosauriërs in twee groepen ingedeeld: de oudste dieren, zogenaamde Rhamphorhynchoidea-pterosauriërs (zie figuren 25 en 34) en de jongere, meer ontwikkelde Pterodactyloidea-pterosauriërs; (figuur 36, maar zie ook figuur 6). Maar deze indeling is veel te simplistisch en laat niet de echte evolutionaire verwantschap zien. Bijvoorbeeld, sommige *Rhamphorhynchus*-soorten hebben helemaal geen lange staart en onlangs is een nieuwe pterosauriër gevonden, *Darwinopterus*, met een nek die vergelijkbaar is met de latere kortstaart-pterosauriërs, maar met een lange staart, typisch voor de vroegere groepen.

Figuur 35. De grootste vliegende dieren ooit: Quetzalcoatlus.



Figuur 36. De klassieke indeling tussen de 'langstaart-pterosauriërs' (zie figuur 34) en de 'kortstaart-pterosauriërs, waarvan hier twee voorbeelden, is niet meer voldoende om de ontwikkeling weer te geven tussen deze twee groepen.

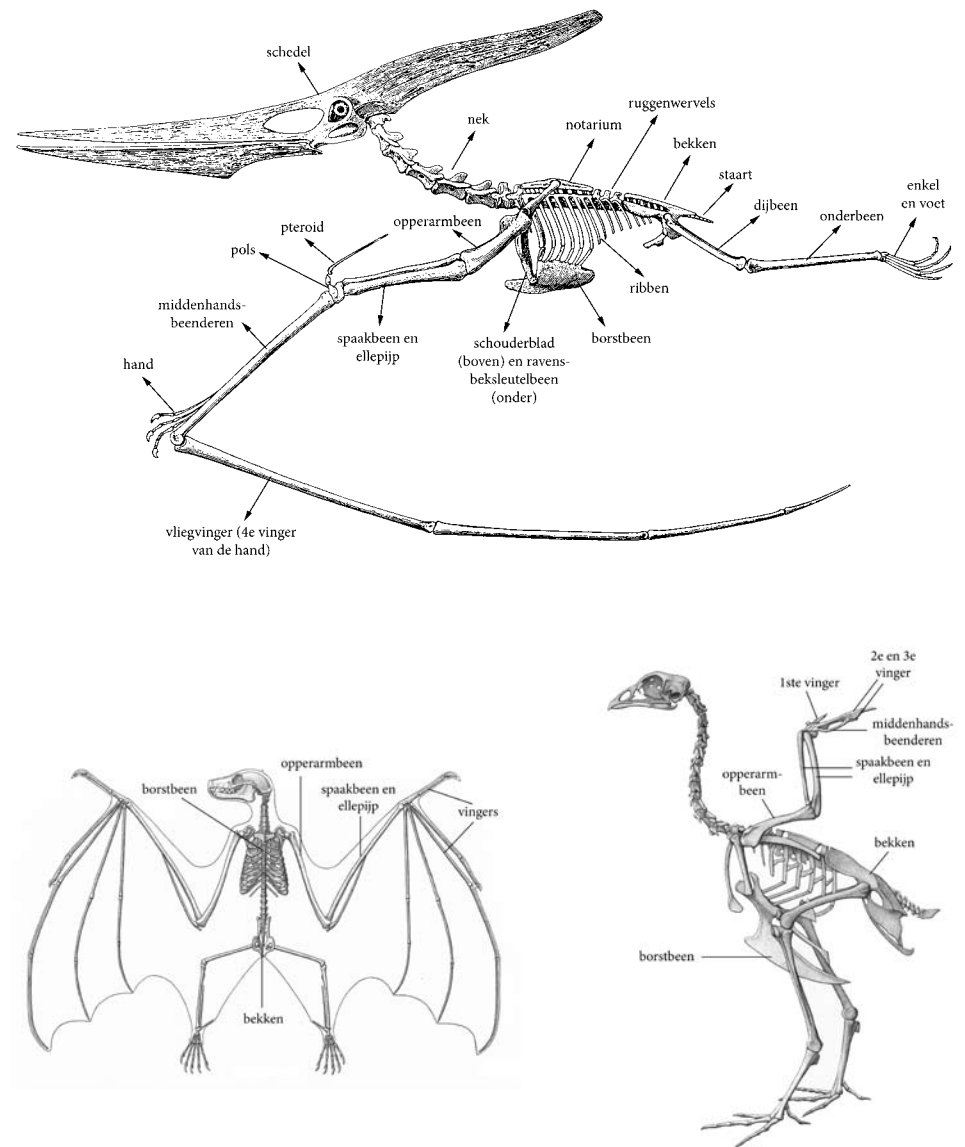


5 cm



Het skelet

Pterosauriërs verschillen van andere vertebraten, zoals dinosauriërs en zoogdieren, omdat ze kunnen vliegen: het zijn de eerste dieren met een wervelkolom die het luchtruim kozen. Maar ook vogels en vleermuizen (wat zoogdieren zijn) kunnen vliegen en toch verschillen ook deze dieren sterk in bouw van het skelet van pterosauriërs (figuur 37). Men kan zeggen dat geen enkel levend of uitgestorven dier lijkt op deze pioniers van het luchtruim. Wat is er dan zo bijzonder aan het skelet van deze dieren?



Figuur 37. Het skelet van Pteranodon (boven). Ter vergelijking zijn de skeletten van een vogel en een vleermuis afgebeeld. De belangrijkste verschillen zijn aangegeven.

Schedel

Het is niet eenvoudig om een algemene beschrijving te geven van het pterosauriër-skelet omdat er een grote variatie is. Maar als we ons concentreren op de dieren ten tijde van het Krijt, dan kunnen we wel zeggen dat deze dieren een naar verhouding grote schedel hebben met veel grote openingen, *fenestra* genaamd (figuur 38). De verhouding van de schedel tot het lichaam was bij de vroegere pterosauriërs veel evenwichtiger. Dat de schedel zo licht gebouwd is heeft als voordeel dat daarmee gewicht bespaard wordt en het dus gemakkelijker wordt om te vliegen. De doorsnede van de schedel van de meer ontwikkelde vormen is driehoekig, waardoor de grote oogkassen meer naar voren en boven staan dan bij de oudere en minder ontwikkelde groepen. Hierdoor kijken de dieren meer naar voren, zodat ze beter diepte kunnen waarnemen. De oogbol werd beschermt door een serie gedeeltelijk overlappende botjes (figuur 39). Vóór de oogkassen bevindt zich een grote opening die bij de latere, meer ontwikkelde groep pterosauriërs is versmolten met de neusgaten (vergelijk figuur 38 met figuur 39). De schedel staat onder een grote hoek op de nek, maar de hoek is kleiner dan bij de vroege pterosauriërs, waarbij de schedel ruwweg in het verlengde van de wervelkolom staat.



Figuur 38. Enkele voorbeelden van schedels van Krijt-pterosauriërs uit Brazilië. Van boven naar onder: Criorhynchus mesembrinus, Coloborhynchus spielbergi, de schedel van een Anhanguera-soort (zie ook figuur 64) en de tandeloze Tupuxuara.

Figuur 39. Het oog wordt beschermd door een ring van botplaatjes die elkaar gedeeltelijk overlappen. Bij deze *Rhamphorhynchus* zijn de indrukken in de oogkas zichtbaar.



10 cm

VERDIEPING

Gebit

Veel pterosauriërs hebben tanden, wat waarschijnlijk een overerving is van de voorouders van pterosauriërs. Er is veel verschil in de vorm, grootte, de hoeveelheid tanden en hoe ze precies in de kaak verankerd zijn (figuur 41). Door het gebit goed in kaart te brengen (figuur 42) kun je verschillende soorten herkennen: sommige soorten hebben alleen tanden in het voorste deel van de kaken, of tanden die ver naar buiten staan. Zo zijn de tanden in bijvoorbeeld *Coloborhynchus piscator* lang en robuust (zie figuur 40), terwijl *Anhanguera* tanden heeft die kleiner en een stuk dunner zijn. De tanden in *Rhamphorhynchus* staan weer veel verder naar buiten en naar voren (zie figuur 34) en die van *Eudimorphodon* hebben drie of vijf kronen. Dit heeft natuurlijk te maken met het voedsel en de manier waarop het voedsel bemachtigd werd (zie 'Mark vertelt: *Dsungaripterus*', pp. 24-25 en 'Mark vertelt: *Pterodaustro*', pp. 66-68). Pterosauriërs kregen meer tanden naarmate ze ouder werden. In ieder geval zijn twee keer gedurende de evolutie van pterosauriërs soorten tandeloos geworden, maar in alle gevallen is dit een vrij late ontwikkeling. Waarom, wanneer en hoe het gebit in sommige soorten is verdwenen, is nog niet goed te verklaren. Wel lijkt het erop dat deze dieren later een voorsprong hadden en beter met de veranderende ecosystemen, zo rond 90 miljoen jaar geleden, konden omgaan. Het zijn met name deze tandeloze soorten die tot gigantische afmetingen uitgroeiden, maar ook kleinere soorten met spanwijdtes van zo rond 1,5 meter komen voor.



1 cm



10 cm



1 cm



1 cm



1 cm



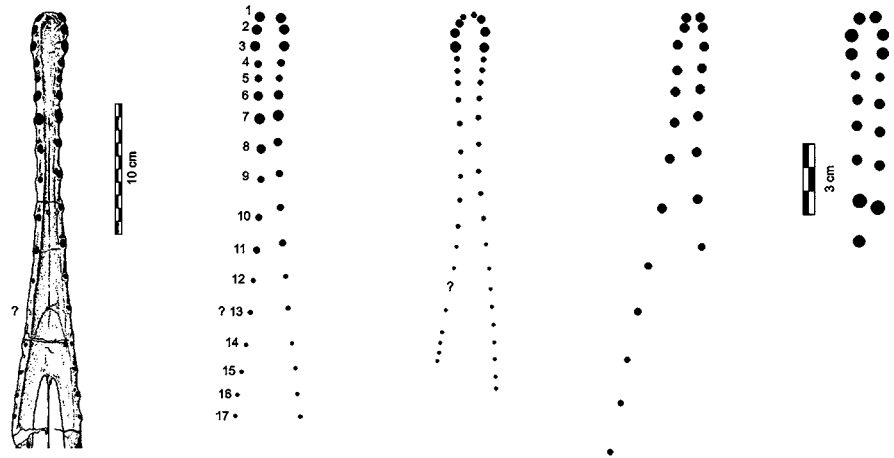
10 cm



1 cm

Figuur 40. Boven: De schedel van Coloborhynchus piscator is één van de best bewaarde die we kennen en tevens de grootste van deze soort, ondanks het feit dat het nog geen volgroeid dier is. De grote, kromme tanden zijn prima geschikt voor het grijpen van vis. Let ook op de achterste tandjes, die kleiner zijn en verder van elkaar zitten. De onderste serie foto's zijn van een onbeschreven schedel van een Anhanguera-soort. De tanden zijn aanzienlijk kleiner en dunner. Zie ook figuur 64.

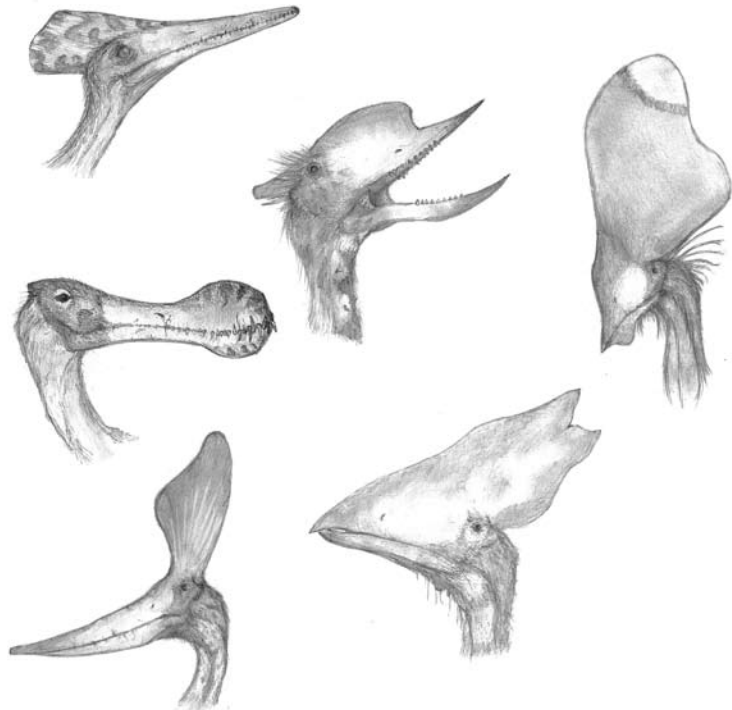
► *Figuur 42 Door nauwkeurig het gebit in kaart te brengen, krijgt de paleontoloog inzicht in de verschillen tussen soorten.*



▲ *Figuur 41. De doorsnede van de onderkaak van Coloborhynchus spielbergi laat goed zien hoe de tanden in de kaak verankert zitten. Let ook op de botspalkjes die de holle botten de nodige stevigheid geven.*

Van begin af aan hebben pterosauriërs tanden gehad, maar er is veel verschil in de hoeveelheid tanden, de grootte en de vorm. Sommige soorten hebben alleen tanden in het voorste deel van hun bek. Bij anderen zitten tanden door de gehele kaak (figuur 40, maar zie ook figuur 34).

Veel pterosauriërs hebben kammen op hun kop. Al in het Trias komen er soorten voor met kammen, zoals *Austriadactylus*, maar pas in het Jura en met name in het Krijt neemt de verscheidenheid aan kammen enorm toe. Kammen komen voor op de achterkant van de kop, maar ook op de voorkant of soms zelfs in combinatie bij hetzelfde dier (figuur 43). Ook de onderkaak kan een kam hebben, maar dit is



Figuur 43. Slechts enkele voorbeelden van de verscheidenheid aan kammen bij de pterosauriërs.

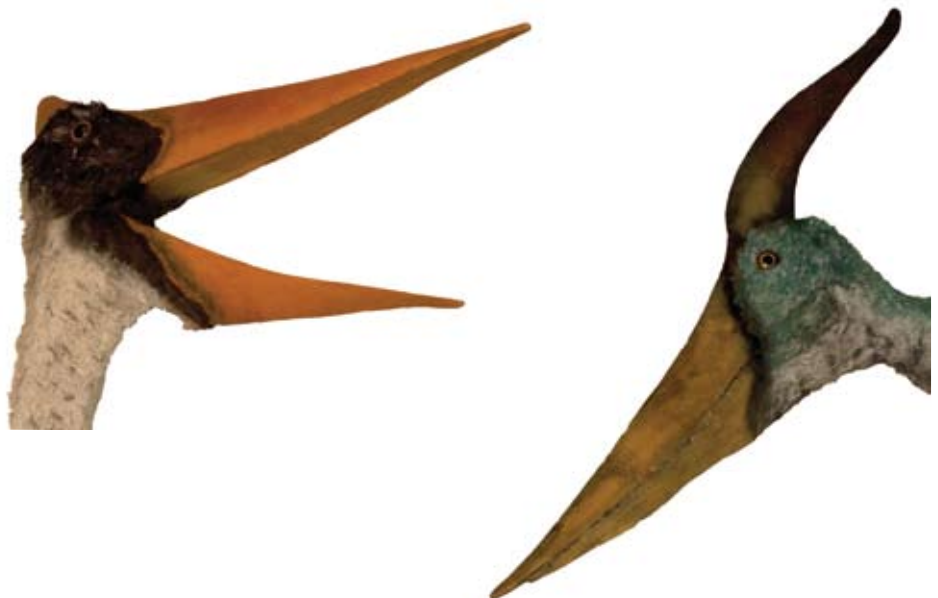
relatief zeldzaam. Daarnaast is er een grote variatie in vorm en bouw. Kammen zijn niet altijd alleen maar gemaakt van bot met een dunne, strakke huid erover heen. Sommige dieren hebben kammen die gemaakt zijn van huid die intern verstevigd was met een stugge, vezelachtig netwerk, of een combinatie hiervan (zie figuren 7 en 44). Er zijn kleine, lage, zeer dun kammen, of grote geweiachtige constructies zoals in *Nyctosaurus*. Het lijkt er op dat de soorten zonder enige 'versiering' op hun kop veruit in de minderheid waren; de weinig bekende *Brasileodactylus* is een voorbeeld, maar ook de vreemde *Pterodaustro*.



Figuur 44. Het fossiel van Tupandactylus imperator met een goed bewaarde kam, inclusief zachte delen. Zie ook figuur 85.

Kammen

Er is veel gespeculeerd over de functie van kammen (zie 'Mark vertelt: *Tapejara*', pp. 114-115 en 'Mark vertelt: *Anhanguera*', pp. 81-83). Lange tijd is beweerd en geprobeerd te bewijzen dat sommige kammen een belangrijke rol speelden bij het verkrijgen van voedsel: in *Coloborhynchus* (zie figuur 38) bijvoorbeeld, speelden ze een belangrijke rol bij de stabilisatie van het dier als ze – in volle vlucht – hun kop in het water dipten om vis te vangen. Een mechanische verklaring dus, zoals ook vaak de kammen op het achterhoofd in het verleden zijn verklaard als aerodynamische aanpassingen voor het vliegen. Maar we weten tegenwoordig dat deze aerodynamische functie zeer onwaarschijnlijk is. Tegenwoordig zijn de meeste paleontologen het er over eens dat het communicatiemiddelen waren: voor herkenning van de soort, voor het maken van onderscheid tussen mannetjes en vrouwtjes (sexueel dimorfisme), maar ook om in de paringstijd indruk te maken op een vrouwtje of om concurrenten te ontmoedigen. Dit is op zeer overtuigende wijze aangetoond bij *Pteranodon* (figuur 45): de dieren met een kleine kam zijn vrouwtjes en die met een grote kam – de kammen zijn ook nog eens anders van vorm – zijn mannetjes (zie 'Mark vertelt: *Pteranodon*', pp. 92-95). Een ondersteunend argument voor een functie als 'uithangbord' is het feit dat pterosauriërs goed konden zien (zie 'Met huid en haar: hersenen') en het dus niet gemakkelijk onopgemerkt bleef als het dier met de grootte van zijn kam – en wellicht met de kleur of door middel van verkleuring – de aandacht probeerde te trekken of een rivaal probeerde te imponeren.



Figuur 45. Model van een mannetje en vrouwtje van *Pteranodon*.

Pterodaustro



Goed, hij is met een vleugelspanwijdte van zo'n 2,5 meter niet 's werelds grootste pterosauriër en ook heeft hij niet een opvallende kam op zijn kop zoals zovele andere pterosauriërs. Nee, dat zijn niet de dingen die dit dier zo opvallend maakt. Maar wat dan wel? Nou, dat het lijkt alsof hij met zijn bek open een bezemkast is ingevlogen! Zijn onderkaak is volgepakt met rijen onwaarschijnlijk lange, rechtopstaande tanden, vergelijkbaar met de baleinen van een walvis. Maar in tegenstelling tot baleinen bestaat *Pterodaustro's* gebit uit honderden echte tanden met tandglazuur, tandivoor en een pulpaholte. Elke tand is ongeveer een derde van een millimeter dik! Er zijn zoveel tanden dat ze gezamenlijk in groeves liggen – meer naar de zijkant van de kaak – en niet ieder afzonderlijk in hun eigen holte. Maar... er zijn ook karrenvrachten tanden in de bovenkaak: kleine, min of meer spatelvormige tandjes die niet in de kaak zelf zitten, maar door ondersteunend weefsel op hun plaats gehouden worden. En alsof dit al niet raar genoeg is, zitten er ook nog series piepkleine 'botjes' – kleine botknobbeltjes die in de huid zitten – boven elk van de tanden. Gaaf hè!

De functie van de tanden in de onderkaak kan niet duidelijker: *Pterodaustro* filterde het water op zoek naar voedsel. Je weet wel, zaden, kleine on-

gewervelde dieren en dat soort zaken. Maar waar, voor zover ik weet, nog niet goed naar is gekeken, is hoe *Pterodaustro* dit precies deed.

Naast de tanden zijn er nog twee details van de kaken die schreeuwen om aandacht. Eén daarvan is dat de uitbreiding achter het kaakgewricht van de onderkaak erg robuust is en naar beneden buigt, weg van de schedel. Dit suggereert dat de spieren die hier aan vast zaten (dezelfde spieren die je bij krokodillen zo duidelijk ziet zitten achter aan de kaken), waarschijnlijk vrij groot waren. Dit betekent dat *Pterodaustro* een vrij sterke beet had op het moment dat zijn bek bijna gesloten was. En dit is juist zo raar omdat in het algemeen pterosauriërs, qua kaakspieren, veel beter waren uitgerust voor de snelle dichtklapacties dan voor de relatief langzame beet.

Daarnaast hebben de dieren ook nog de ongelooflijk lange en naar boven gebogen kaken. Gebogen kaken zijn prima als je van plan bent de gehele kaak in één keer te sluiten. Wat dit zou kunnen betekenen, is dat *Pterodaustro* niet simpelweg door het water liep met zijn bek open om voedsel te vangen. Nee, deze pterosauriër pompte waarschijnlijk water tussen zijn tanden door met behulp van de pompactie van de spieren aan de achterkant van het kaakgewricht. De gebogen kaak zorgde er voor dat het water niet direct zijn bek uit spoot, maar dat het via de zijkanten langs de tanden liep.

We weten niet genoeg van *Pterodaustro's* bouw om te weten hoe ze het gefilterde voedsel van hun tanden af kregen en naar hun keel transporteerden, maar wellicht hadden ze een grote tong waarmee ze gefilterde deeltjes tegen het verhemelte konden drukken. De kleine spatelvormige tandjes, maar ook de botknobbeltjes, zouden dan geholpen kunnen hebben om het voedsel daar op zijn plek te houden. Net als bij onze moderne ganzen en eenden zou het voedsel dan naar achteren getransporteerd worden gedurende de opeenvolgende filtersessies en dan worden doorgeslikt als het in de keel zelf kwam. Wel, mogelijk...



Duidelijk is dat *Pterodaustro* een soort van steltloper was met grote, brede voeten die bijna net zo lang waren als het scheenbeen. Dit lijkt er op te wijzen dat ze zich voedden terwijl ze stil stonden. Opvallend is ook dat ze een lange nek hadden, zoals ook andere pterosauriërs die zich mogelijk op het land voedden. Zou het dan mogelijk zijn dat alle pterosauriërs met een extra lange nek op de grond hun voedsel zochten? Nou ja, iets om in de toekomst eens naar te kijken, lijkt me.

Maar er is meer: *Pterodaustro* komt in grote getale voor! Er zijn honderden *Pterodaustro*-fossielen 'in het wild' en de meesten komen van een vindplaats waar ze zo talrijk zijn dat het naar hen vernoemd is: *Loma del Pterodaustro* in Argentinië. Waarschijnlijk, als je terug in de tijd zou reizen naar het begin van het Krijt en naar dit prehistorische zoetwatermeer zou wandelen, zou je grote aantallen van deze dieren zien lopen door het lage water, 'filterend' dat het een lieve lust was.

De *Pterodaustro*-fossielen vertegenwoordigen dieren van verschillende leeftijden, van embryo's tot stokoude volwassenen. Recent onderzoek naar

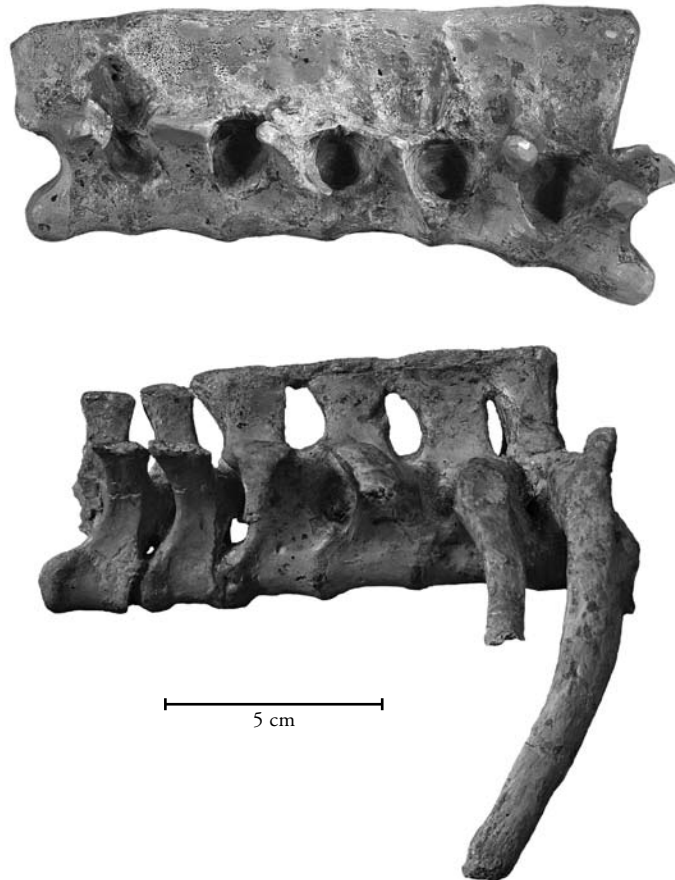
deze vlucht met hun verscheidenheid aan leeftijden heeft goed inzicht gegeven hoe snel deze pterosauriërs groeiden. Net als dinosauriërs onderging *Pterodaustro* (en waarschijnlijk ook andere pterosauriërs) een enorme groeispuurt tot ze ongeveer twee jaar oud waren en ruwweg halverwege hun volgroeide grootte waren. Hierna nam de groeispuurt af, zodat het nog zo'n drie tot vier jaar zou duren voordat ze helemaal volgroeit waren. In tegenstelling tot sommige moderne reptielen – zoals krokodillen en schildpadden, die hun hele leven lang door blijven groeien – lijkt *Pterodaustro* een 'vastgestelde' grootte te hebben gehad. Met andere woorden, ze bereikten een bepaalde grootte waarna de groei stopte, net als bij ons mensen. Daar staat tegen over, en dat is gelijk aan de moderne reptielen die zojuist genoemd zijn, dat de dieren geslachtsrijp werden voordat ze volgroeid waren. Geslachtsrijpheid lijkt samen te vallen met die tweejaar 'norm', want op dit punt is een verandering in de botstructuur waarneembaar, wat suggereert dat energie gedeeltelijk op gaat aan reproductie: vandaar de minder snelle groei.





▲ *Figuur 46. Verlenging van de nek wordt verkregen door verlenging van de wervels, niet door toename van het aantal wervels. Links een nekwervel van Arambourgia en rechts van Coloborhynchus piscator.*

► *Figuur 47. Boven het notarium van Coloborhynchus spielbergi dat volledig volgroeid is. Onder, het notarium van een jonge Tapejara wellnhoferi, waarbij de laatste wervels (links) nog niet helemaal volgroeid zijn met de rest.*



Het post-craniale skelet

Het post-craniale skelet (zie figuur 37), oftewel het deel van het skelet achter de schedel, is volledig aangepast aan het vliegen. De romp is relatief klein en loopt naar achteren taps toe. De voorkant is breed en wordt gevormd door een zeer robuuste schoudergordel.

Wervelkolom

We delen de wervelkolom in verschillende delen: nek, rug en sacrale wervels (inclusief de staartwervels). De nek bestaat uit zeven wervels. De laatste wervel is soms vergroeit met de eerste rugwervels in een *notarium* (zie onder). De nek in de latere kortstaart-pterosauriërs is over het algemeen lang, en in ieder geval veel langer dan in de vroegere pterosauriërs. Verlenging van de nek komt niet door meer wervels, maar door verlenging van de bestaande wervels (figuur 46). Soms is dit zo extreem dat één wervel wel één meter lang kon worden.

De eerste ruggenwervels zijn in de grote soorten samengegroeid met de laatste nekwervel tot een zogenaamd *notarium* (figuur 47). Deze solide constructie dient om de grote krachten die vrijkomen bij het vliegen, voldoende op te kunnen vangen.

Om tot een nog krachtiger geheel te komen, zijn in sommige soorten zelfs de naar boven gerichte uitsteeksels van de wervels samengegroeid tot een lange richel, de *supraneurale plaat*. Hier zijn de gewrichtsvlakken van de schouderbladen op te vinden. Afname van de grootte van de wervels is waarneembaar in de gehele wervelkolom: de sacrale wervels zijn dan ook aanzienlijk kleiner. Alle nekwerfels hebben aan de zijkant openingen, *pneumatische foramina*, om gewicht te besparen. Ondanks de geringere grootte van de ruggenwervels (figuur 48) hebben ook deze vergelijkbare openingen, maar ze zijn relatief gezien veel kleiner. Met andere woorden, de meer naar achteren gelegen wervels zijn meer solide. Hoewel de staart in de meer geavanceerde pterosauriërs kort is in tegenstelling tot de staart van sommige soorten van de vroege pterosauriërs – zoals boven reeds uitgelegd – kunnen ze nog steeds uit een flink aantal werveltjes bestaan (figuur 49).

Schoudergordel

Bij de grote soorten uit het Krijt zijn het schouderblad (*scapula*) en de sleutelbeenderen (*coracoid*) samengegroeid tot een zogenaamd *scapulocoracoid*, wat een stevige halfronde constructie oplevert om zo de grote krachten, die vrijkomen bij het



Figuur 48. De eerste tien ruggenwervels (van links naar rechts, gezien vanaf de linker zijkant). De eerste wervel wordt soms gezien als de laatste nekwerfel. De volgende twee wervels laten al een begin van vergroeiing zien. De laatste wervels zijn nog niet helemaal volgroeid, wat betekent dat dit dier nog erg jong was toen het stierf.



Figuur 49. Hoewel de staart in de latere Pterodactyloidea-pterosauriërs slechts kort is, kan hij nog steeds uit vele werveltjes bestaan.

Staart

De eerste pterosauriërs hebben een lange staart bestaande uit vele wervels. Deze zijn verstevigt door middel van lange uitsteeksels, die parallel aan de lengte van de staart lagen (zie figuur 34). De staart kon dan ook niet buigen. De versteviging was bedoeld als ondersteuning voor een eigenaardigheid van deze vroege Trias-pterosauriërs: het zogenaamde staartmembraan (figuur 50). Deze was verschillend van vorm in de verschillende soorten. Het membraan was gemaakt van huid en bezat interne versteviging, waardoor het altijd netjes uitgespreid was. Het stond verticaal ten opzichte van het lichaam en diende als een soort roer bij het vliegen. Bij de latere, meer geavanceerde pterosauriërs zijn het aantal staartwervels sterk verminderd, zodat er slechts een kort staartje over blijft (zie figuur 49). Daarnaast ontbreken de lange uitsteeksels zodat de staart bewegelijk was.



Figuur 50. De staart van Rhamphorhynchus was lang en kon niet buigen vanwege de lange uitsteeksels die langs het bot liepen (zie figuur 34). Aan het eind hadden ze een vaan van huid die verticaal was georiënteerd. De vorm van de vaan verschilt per soort. Ze deden dienst bij het sturen.

10 cm

Mark Vertelt

Nyctosaurus



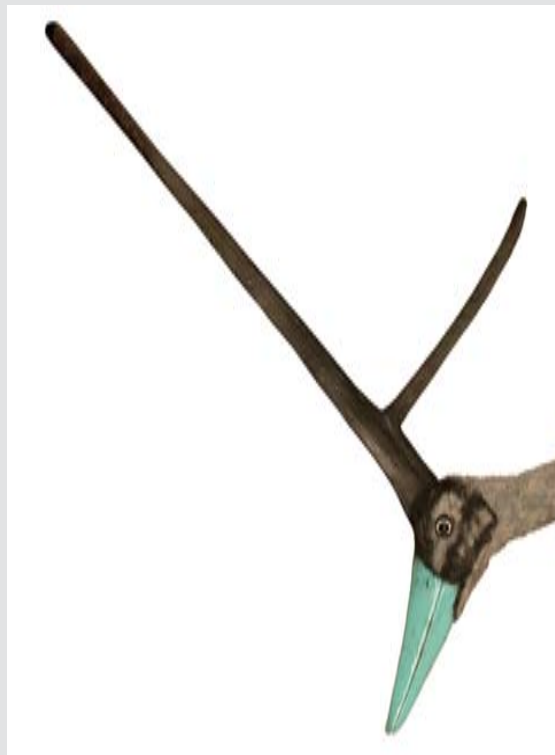
Nyctosaurus is één van de vreemdste pterosauriërs die we kennen. Hoezo? Nou, ten eerste missen ze de eerste drie vingers. Hoewel hier eerst nog twijfel over was, zijn er nu genoeg fossielen om er zeker van te zijn dat het geen gevolg is van onvolledige fossilisatie.

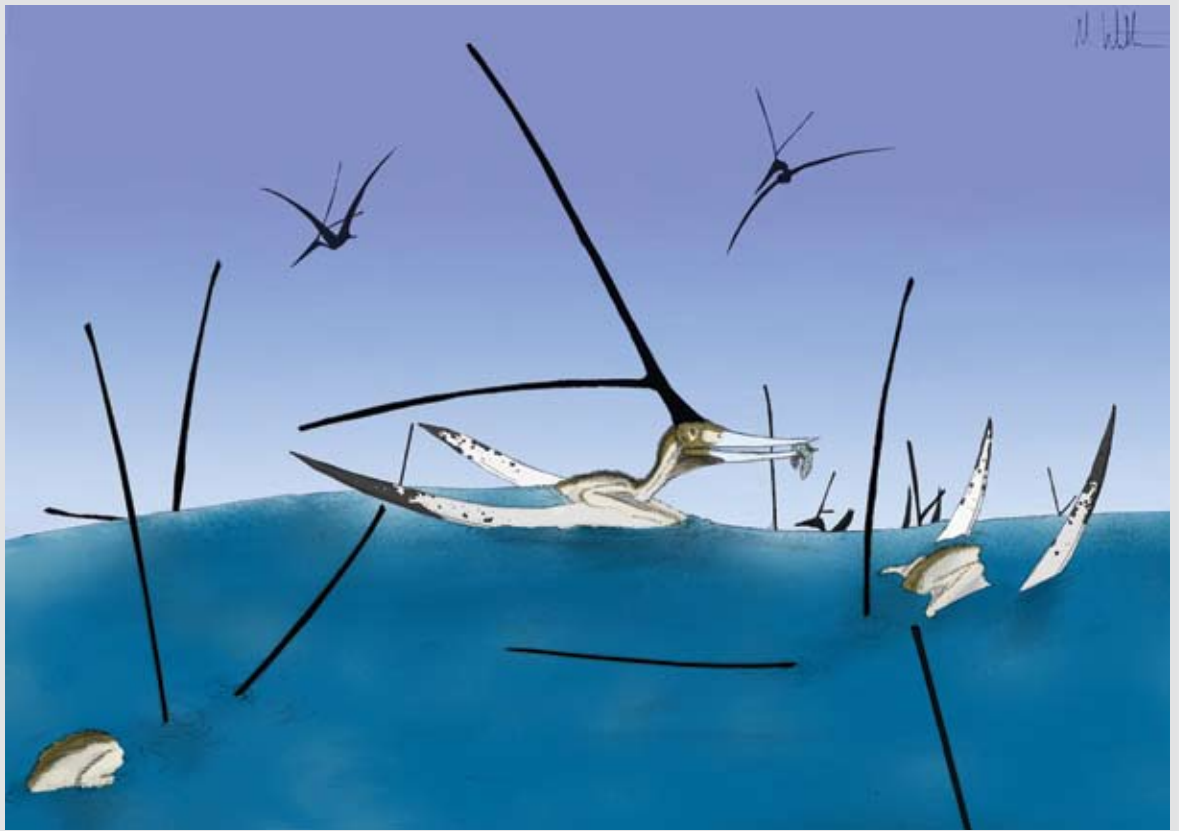
Ten tweede bestaan de vleugels niet uit het gebruikelijke aantal van vier kootjes, maar uit drie. Deze ontwikkeling is echter niet uniek voor *Nyctosaurus*, maar komt ook voor bij nog een andere groep pterosauriërs.

Maar het meest opvallende is wel de gigantische kam op zijn kop die, zelfs vergeleken met *Tapejara* en *Tupandactylus*, met recht bizar genoemd kan worden. In de meeste reconstructies van dit dier wordt de kam veel te klein afgebeeld, waarin de achterste, horizontale tak ongeveer een derde van de lengte van de voorste, verticale tak is. In werkelijkheid was deze achterste tak op zijn minst net zo lang als de voorste! Sommige mensen beweren dat er huid tussen de takken heeft gezeten en maken zo een pterosauriër-windsurfer. Toch zijn er geen aanwijzingen in de fossielen zelf gevonden die op zo'n huid wijzen. Kammen die gemaakt zijn van huid en ander zacht weefsel zijn normaliter verankerd aan ruw bot met een krachtige structuur (zie figuur 7). Juist het bot van de

kammen in *Nyctosaurus* is glad en heeft dus ook geen goed oppervlakte voor de aanhechting van zacht weefsel.

Het is moeilijk te geloven, maar deze kam is jarenlang onbekend geweest bij paleontologen. De eerste schedels van dit dier waren volledig zonder kam: geen uitstekende delen, geen gebroken randen van kammen... niets! Uiteindelijk werden in 2003 twee nieuwe fossielen beschreven met kammen, maar voor de rest waren ze gelijk aan de reeds bekende schedels. De verklaring? Nou, de 2003-fossielen zijn volgroeide dieren, terwijl de eerder bekende schedels van jonge dieren zijn die nog niet helemaal volgroeid waren. Dit betekent dat de kam pas begon te groeien op het moment dat de pterosauriërs volwassen waren. *Nyctosaurus*-fossielen zijn schaars en dus kunnen we niet zeggen of er verschil is in uiterlijk tussen de mannetjes en vrouwtjes, net zoals bij *Pteranodon* (zie 'Mark vertelt: *Pteranodon*', pp. 92-95). Het feit dat de kam pas begint te groeien als de dieren volwassen zijn, suggereert dat ze niet functioneel was, maar juist met het gedrag verbonden.

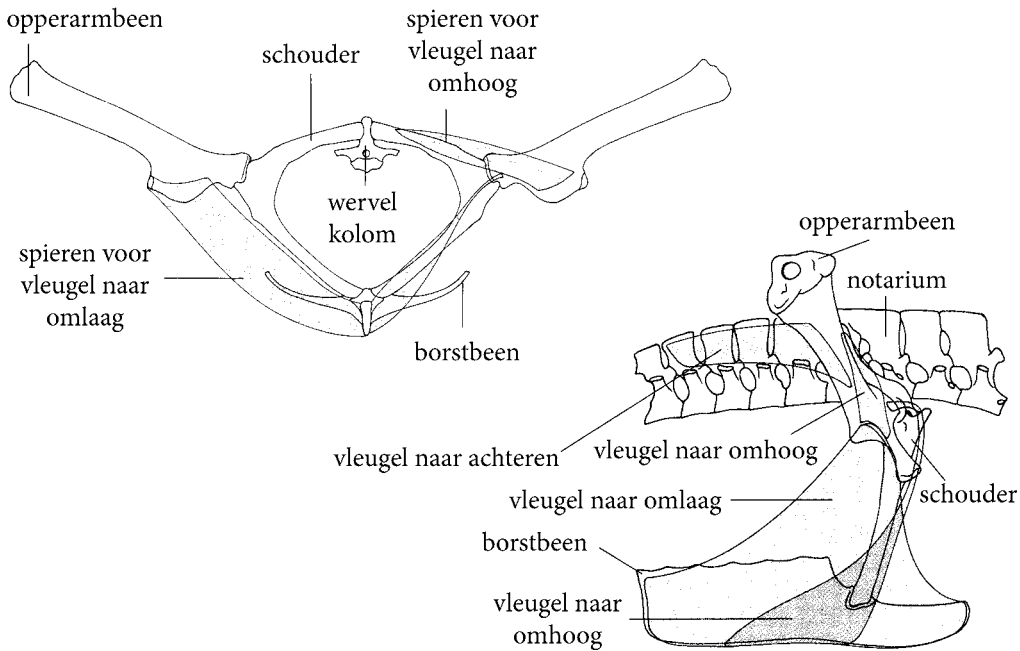




Ik ontdekte toen ik de plaat maakte een interessant puntje. Veel moderne zeevogels voeden zich door ‘oppervlakte voeding’. Met andere woorden, ze drijven op het water en dippen af en toe hun hoofd in het water om vis of iets anders eetbaars te pakken. Het zou me niet verbazen – gezien de variatie in voedselvergaring bij zeevogels maar ook met het oog op de kammen die niet veel anders toe laten – dat *Nyctosaurus* ook zo iets deed. Hierbij zou dan de kam uit het water steken. Als een hele vlucht dat zou doen, dan zou dit volgens mij één van de meest absurde taferelen in de natuur zijn geweest.

Dit zet je aan het denken... Misschien zijn deze kammen, net zoals de sneeuw witte kleur van zich gezamenlijk voedende Jan van Genten, ‘uithangborden’ om andere dieren te laten weten: “Hé, hier moet je zijn... hier is voedsel!” En met de achterste tak altijd zichtbaar, zelfs als het dier met zijn kop onder water zit, hoeven ze er niet eens iets extra’s voor te doen om toch reclame te maken. Natuurlijk kunnen alleen de volwassen dieren deze signalen geven, maar bij Jan van Genten hebben ook alleen de volwassen dieren een helderwit verenpakket. Huh? Niets meer dan speculatie en niet aan te tonen en dus volkomen onwetenschappelijk? Ja, je hebt gelijk... maar wel een leuke gedachte, toch?

vliegen, te kunnen weerstaan (figuur 51). De sleutelbeenderen zijn aan de andere kant met elkaar verbonden door het borstbeen (*sternum*; figuur 52). Dit bot verschilt erg qua vorm in de verschillende groepen pterosauriërs, maar bij de meeste soorten bedekt het een groot deel van de borstkas. Het borstbeen is met een speciaal gewricht verbonden aan de schoudergordel. Daarnaast hebben ze speciale ribbetjes die weer verbonden zijn met de gewone ribben: het zijn dus een soort tussenribbetjes.



▲ *Figuur 51. De schouder in de Krijt-pterosauriërs is een gesloten ring: boven het notarium, aan de zijkant de vergroeide schouderblad en sleutelbeenderen en onder het borstbeen. Er zijn grote vlakken voor de aanhechting van goed ontwikkelde vliegspieren.*



◀ *Figuur 52. Het borstbeen verschilt van vorm, maar bedekt vrijwel altijd grotendeels de borstholte. Beide borstbeenderen zijn gezien van onderen.*

Figuur 53. Rechts boven: Het bekken en de achterpoot van een Pterodactylus-soort gezien van boven. Rechts: onder: Het volledig volgroeide bekken van Coloborhynchus spielbergi gezien van achteren en opzij.



10 cm



5 cm

Figuur 54. Het dijbeen gezien van voren en van opzij. Let op de hoek van de kop. De achterpoten zijn veel minder sterk ontwikkeld dan de voorste ledematen (vergelijk met figuur 58).



10 cm

Bekken

Het bekken zelf is, vergeleken met de schoudergordel, veel minder robuust en minder sterk ontwikkeld (figuur 53). Aan weerszijden van de sacrale wervels bevindt zich het darmbeen (*ilium*); deze darmbeenderen zijn op hun beurt verbonden met het zitbeen (*ischium*) en schaambeen (*pubis*). In de pterosauriërs uit het latere Krijt zijn het zitbeen en schaambeen vergroeid tot een grote plaat (*ischiopubis*), zoals te zien is in het bekken van de ‘Leidse’ *Coloborhynchus spielbergi* (zie figuur 53). Soms is de mate van vergroeiing extreem en ontstaat er een min of meer massief blok. De kleine pre-pubis, kleine botjes die de ingewanden ondersteunen, staan schuin naar voren en beneden. Vaak zijn deze botjes verloren gegaan tijdens fossilisatie omdat ze niet vergroeid zijn met het schaambeen zelf. Het bekken is een belangrijk element voor de bepaling van het geslacht: omdat vrouwtjes eieren moeten leggen, is het bekken anders gebouwd dan bij mannetjes.

Poten

De poten in Trias- en Vroeg Jura-pterosauriërs zijn veel sterker ontwikkeld dan in de meer geavanceerde Krijt-pterosauriërs. De kom waar het dijbeen (*femur*) (figuur 54) in het bekken zit wijst licht naar boven (zie figuur 53) en omdat ook de kop van

het dijbeen een kleine hoek maakt ten opzichte van de schacht zelf, staan de dijben bij meeste pterosauriërs niet recht onder het lichaam maar juist een beetje naar buiten (zie 'Mark vertelt: *Dsungaripterus*', pp. 24-25). Deze positie is sterker te zien bij de vroege pterosauriërs. Bij meer geavanceerde Krijt-pterosauriërs, zoals *Quetzalcoatlus*, staan de poten veel meer onder het lichaam. Het dijbeen zelf is vrij recht maar nogal tener gebouwd, zeker in vergelijking met de voorste ledematen. Het scheen- en kuitbeen is langer dan het dijbeen. Bij de Krijt-pterosauriërs ontbreekt het kuitbeen meestal. Het enkelgewricht is een simpel scharniergewricht (figuur 55) en is zo gebouwd dat pterosauriërs met de voet plat op de grond liepen (zoolgangers; figuur 56). De tenen zijn uitgerust met klauwtjes (figuur 57).

Vleugel

Het meest kenmerkende deel van het pterosauriër-skelet – en tegelijkertijd het meest unieke – is de ontwikkeling van de voorste ledematen in vleugels. Zoals hierboven is uitgelegd, bestaat de schouder uit twee delen: het schouderblad en de sleutelbeenderen. Het schouderblad zit vast aan het notarium en de sleutelbeenderen aan het naar beneden en naar voren uitstekende deel van het borstbeen (zie figuur 51). Aan de buitenkant van de verbinding van het schouderblad en de sleutelbeenderen zit het gewrichtsvlak voor het zeer sterk ontwikkelde opperarmbeen (*humerus*; figuur 58). Dit bot is relatief kort en gedrongen en heeft een groot, naar onderen en een beetje naar voren gericht, uitsteeksel voor de aanhechting van krachtige vliegspieren (zie figuur 51). De botten van de onderarm, de ellepijp (*ulna*) en het spaakbeen (*radius*), zijn altijd langer dan het opperarmbeen. Van deze twee is de ellepijp



Figuur 55. De enkel is een simpel gewricht. De vijfde teen in de latere 'kortstaart-pterosauriërs' is teruggebracht tot een klein stompje. Bij de vroege 'langstaart-pterosauriërs' is de teen juist lang om de vlieghuid tussen de poten te kunnen spannen (deze is gespleten bij de latere pterosauriërs).

Figuur 56. Pterosauriërs waren 'zoolgangers', wat wil zeggen dat ze met hun voeten plat op de grond liepen en niet op hun tenen. Hier *Pterodactylus antiquus*, een veelvoorkomende soort in het Jura van Solnhofen.

Figuur 57. Duidelijk zijn de klauwen van de voet zichtbaar in dit prachtige fossiel. Voor een foto van de hand zie figuur 62.



het sterkst ontwikkeld; het spaakbeen ligt strak tegen de ellepijp aan (figuur 59). De constructie van de onderarm met het opperarmbeen is dusdanig, dat de onderarm slechts op één manier ten opzichte van het opperarmbeen gebogen kon worden. Hierdoor werd, bij het opvouwen van de vleugel, het middenhandsbeentje en daardoor ook de vliegvinger naar achteren en naar boven gestoken. Met andere woorden, de vleugels van een pterosauriër werden, net als bij vogels, automatisch opgevouwen.

Het zogenaamde pteroïd is een botje dat uniek is voor pterosauriërs (figuur 60). Dit platte, taps toelopende botje zit vast aan de pols en is gericht naar voren en naar het lichaam toe. Het ondersteunde de voorste vlieghuid, die van de pols naar

► Van links naar rechts:

Figuur 58. Het opperarmbeen, hier gezien van de achterkant, is sterk ontwikkeld met een groot uitsteeksel voor de aanhechting van de vliegspieren (zie figuur 54). Links het opperarmbeen van een Coloborhynchus-soort; rechts dat van een tandeloze soort.



Figuur 59. Van de onderarm is de ellepijp het sterkst ontwikkeld: het spaakbeen ligt strak tegen de ellepijp aan.

Figuur 60. Het pteroïd is een botje dat alleen bij pterosauriërs voor komt. Het diende voor de ondersteuning van de vlieghuid aan de voorkant van de vleugel. Boven het pteroïd van een Coloborhynchus-soort, onder dat van een Pterodactylus-soort (pijl).

de nek liep. De botten van de pols in pterosauriërs verschillen nogal van die van de mens (figuur 61). Ze hadden slechts één handwortelbeentje, dat zowel tegen het spaakbeen als ellepijp aan lag, gevolgd door een ander botje dat verbonden was met alle middenhandsbeentjes. Daarnaast waren er twee andere botjes die naar voren staken: een middenhandsbeentje en het pteroid. Het botje dat van groot belang is voor de vliegvinger, is het sterkst ontwikkeld.

Er zijn slechts vier middenhandsbeentjes, waarvan er drie dun en fragiel zijn (figuur 62) die eindigen in korte vingers met klauwtjes (figuur 63). Bij de vroege 'langstaart-pterosauriërs' zijn de middenhandsbeentjes kort (zie figuur 50), terwijl ze juist bij de jongere 'kortstaart-pterosauriërs' lang zijn (zie figuur 36). Het vierde middenhandsbeentje is echter zeer robuust omdat het de vliegvinger moet dragen (figuur 64). Deze vliegvinger is ook een specifieke aanpassing in het pterosauriër-skelet en is niets anders dan de extreem verlengde en verstevigde vingerkootjes van de vierde vinger van de hand (zie figuur 37 en ook het skelet in 'Mark vertelt: *Dsungaripterus*', pp. 24-25). De vliegvinger bepaalt grotendeels de spanwijdte van de vleugel. De kootjes kunnen niet ten opzichte van elkaar bewegen en het gewricht van het eerste kootje met het middenhandsbeentje laat maar één beweging toe. Het gevolg is dat, als de vleugel is opgeklapt, hij langs het lichaam naar achteren en naar boven is gericht (figuur 65).



Figuur 61. Polsgewricht van pterosauriërs.



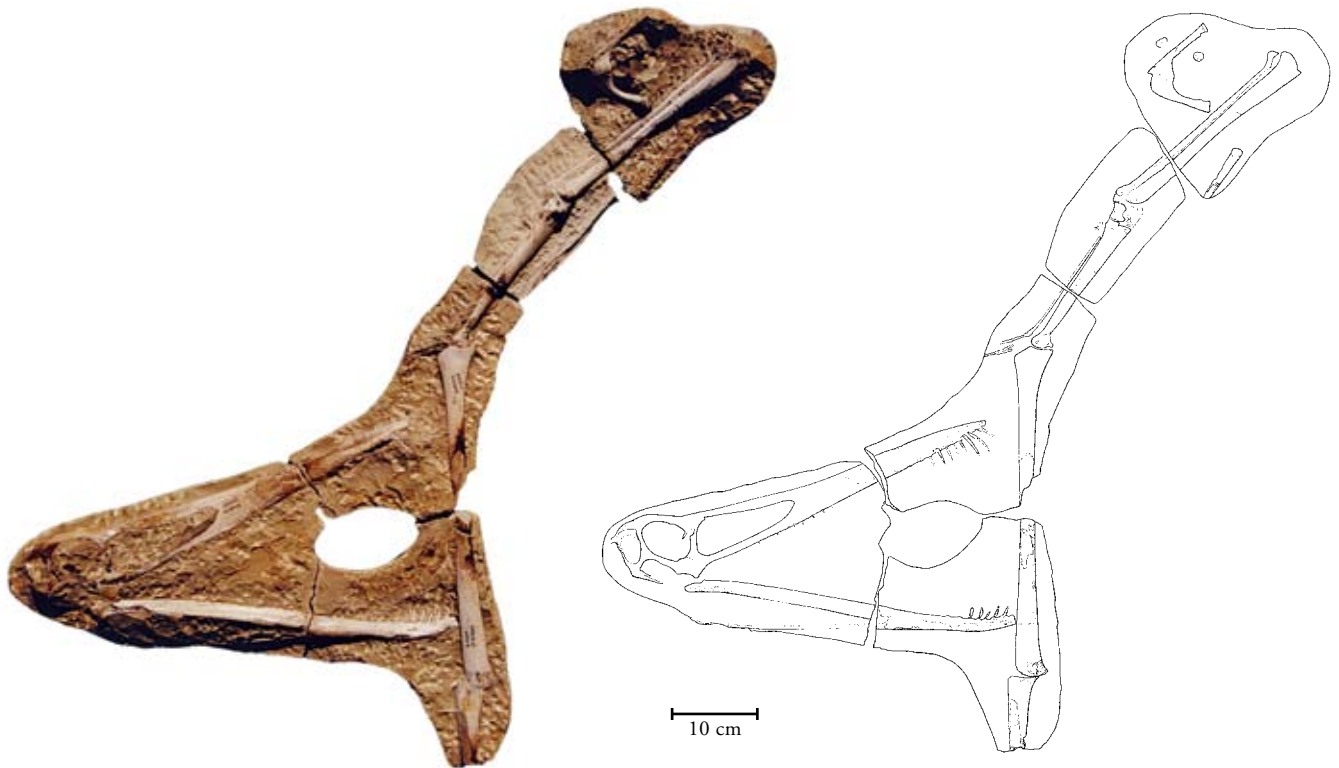
5 cm



5 cm

▲ Figuur 62. Het middenhandsbeentje, dat articuleert met de vliegvinger, was vele malen sterker ontwikkeld dan de andere botjes in de hand.

◀ Figuur 63. De klauwtjes van de hand waren veel kleiner dan die van de voet (vergelijk met figuur 57).



*Figuur 64. Het ongepre-
pareerde fossiel AMNH
24444. Het fossiel is door het
Natuurhistorisch Museum
Rotterdam naar Nederland
gehaald om uit te laten pre-
pareren, wat op zeer profes-
sionele wijze is gedaan door
Cor Strang. Een voorlopige
wetenschappelijke beschrijving
is in 2003 gepubliceerd; de
definitieve beschrijving zal
binnenkort uitkomen. Zie
ook figuur 38. Het levensgrote
model rechts is gemaakt door
Erwin Meerman.*





Figuur 65. In rust wees de vliegvinger langs het lichaam naar boven.

VERDIEPING

Aanpassingen aan het skelet om te vliegen

Het pterosauriër-skelet is uniek en veel van de typerende eigenaardigheden hangen samen met het vermogen om te kunnen vliegen (zie figuur 37). Eén ervan is de lichte bouw van het skelet. Niet alleen zijn de botwanden extreem dun (soms zelfs dunner dan één millimeter, figuur 66 en zie ook figuur 41), maar ze zijn ook voorzien van gaten (zogenoemde *pneumatische foramina*) die in verbinding staan met luchtzakken in de botten. Deze constructie is zeer vergelijkbaar met die van vogels, die ook luchtzakken in hun holle botten hebben. Luchtzakken maken niet alleen het skelet lichter, maar ze duiden ook op een uitzonderlijk en zeer gespecialiseerd ademhalingssysteem. De aanwezigheid van een honingraatstructuur of dunne botspanten in de botten zorgt voor de noodzakelijke stevigheid. Deze bouw leidt niet meteen tot een totale gewichtsafname van het skelet, maar zorgt er wel voor dat het beter bestand is tegen de krachten die vrijkomen bij het vliegen en bij het dragen van de buitenproportioneel grote schedel.



1 cm



2 cm

Figuur 66. Pterosauriër-botten zijn hol en hebben dunne wanden. Van binnen zijn ze verstevigd met botspanten of een honingraatstructuur.

Mark Vertelt

Anhanguera



Het idee dat pterosauriërs zo iets als Mesozoïsche zeevogels waren, is een hardnekkig beeld dat is ontstaan doordat veel pterosauriër-fossielen in mariene sedimenten gevonden worden (zie 'Waar leefden pterosauriërs?'). Het gevolg was dat men dacht dat de diversiteit erg laag was. Daarnaast werd algemeen aangenomen, dat de dieren onbekwaam waren om ook maar iets op de grond te doen. Generatie na generatie paleontologen concludeerden dat pterosauriërs van vis leefden, die werden gevangen door middel van klieven met de onderkaak door het water zoals de huidige schar-bek (zie 'Mark vertelt: *Quetzalcoatlus*', pp. 41-45),

of het in de vlucht grijpen van vis uit het water, een idee dat jarenlang de populaire maar ook wetenschappelijke literatuur gedomineerd heeft. Gelukkig begint het beeld een beetje te veranderen.

Maar ook al zijn pterosauriërs te vaak en te snel geëtiketteerd als vliegende vissers, dat betekent niet dat er helemaal geen dieren waren die zo leefden. Zie hier *Anhanguera*, een pterosauriër uit het Vroeg Krijt van Brazilië (zie figuren 40 en 64). Er is veel taxonomische onenigheid over deze en een paar andere soorten waaronder *Coloborhynchus* en *Criorhynchus*, maar toch zijn er best duidelijke verschillen (figuur 67). Ze zijn wel allemaal zeer nauw aan elkaar verwant. De groep waartoe ze behoren heeft zich verspreid over de gehele wereld. Ze hebben daarmee een groot verspreidingsgebied gehad: *Anhanguera*-fossielen zijn zelfs op Antarctica gevonden! *Anhanguera* en verwanten zijn een vast verschijnsel in elke Vroeg- tot Midden Krijt-verzameling van fossielen van gewervelde vliegende dieren en komen voor in leefomgevingen die variëren van diep landinwaarts tot dicht bij zee.

Zoals gezegd is deze groep pterosauriërs qua indeling in soorten een warboel en keer op keer worden er pogingen ondernomen om duidelijkheid te scheppen. De nieuwe resultaten worden echter, bijna per definitie, niet door iedereen geaccepteerd. De anatomie is bekend door zeer kleine fragmenten (zie figuur 4) tot de meest waanzin-



Figuur 67. *Coloborhynchus*, *Anhanguera* en *Criorhynchus*, drie nauw aan elkaar verwante soorten.

nig bewaard gebleven, driedimensionale, bijna complete skeletten (waar van in figuur 40 alleen de schedel is afgebeeld). Omdat deze pterosauriërs jarenlang de best bekende dieren waren, lijkt het alsof ze een 'standaard' (als zoiets *überhaupt* bestaat) pterosauriër-skelet hebben. Maar als je het vergelijkt met andere grote groepen pterosauriërs, dan zie je dat ze juist nogal afwijken. Ze hebben een hoog schoudergewricht, gekke, hoekige bovenarmen met een rare gekromd uitsteeksel voor de aanhechting van de vliegspieren, robuuste polsgewrichten, abnormaal lange vliegvingers, korte achterpoten, ongewoon flexibele, sterke nekken en kleine lichaampjes. Met andere woorden: als we deze dieren niet zo goed hadden gekend door de vele fossielen, dan zouden we ze juist als de merkwaardigste pterosauriërs zien! Al deze anatomische merkwaardigheden zijn natuurlijk niet voor de show, maar zijn aanpassingen aan een veel meer vliend bestaan dan welke pterosauriër dan ook.

Het gehele bouwplan is niet meer dan twee lange, smalle vleugels met een groot hoofd aan de voorkant. De kleine lichamen en nogal gebrekkige achterpootjes zegt ons dat het ongewone lichtgewichten waren ten opzichte van hun grootte en met hun efficiënte vleugelvorm hoogstwaarschijnlijk zeer goede vliegers. Lange, smalle vleugels zijn zeer geschikt voor zweven (denk bijvoorbeeld aan lange-afstand zwevende zeevogels zoals de albatros); waarschijnlijk konden deze knapen zonder al te veel problemen dan ook lange afstanden afleggen. Hun hoge schoudergewrichten komen dan ook goed van pas omdat ze hierdoor veel stabiel in de lucht zijn. Daarentegen zullen ze niet echt handig op de grond zijn geweest, omdat hun achterpoten zoveel korter waren dan hun voorpoten. Toch lijkt het beeld van zeer onhandige stuntelaars nogal overdreven. Daarnaast maakten de lange vleugels opvliegen nogal lastig, omdat ze een hoge snelheid hiervoor nodig gehad zullen hebben – en natuurlijk genoeg ruimte om



Een jonge scharbek. Duidelijk zichtbaar is de dunne, scherpe ondersnavel.

hun lange vleugels uit te kunnen slaan. Met andere woorden, ze waren uitgerust voor een leven in de lucht met vleugels die suggereren dat ze beter op hun plaats waren voor vluchten in de vrije ruimte, waar ze ten volste van de wind en andere luchtstromen gebruik konden maken. Met thermiek konden ze echter niet goed overweg omdat hun vleugels zo smal waren; hier heb je relatief brede vleugels voor nodig.

Goed kunnen vliegen en zweven betekent niet per definitie dat je niet op het land komt om bijvoorbeeld voedsel te zoeken. Sommige van de moderne vogels die het beste zijn aangepast om te zweven – zoals albatrossen en stormvogels – eten niet tijdens de vlucht, maar hebben de voorkeur om te landen op het water of op het land. Ze zijn prima in staat om weer op te stijgen en het lijkt niet zo ver gezocht dat ook *Anhanguera* en de zijnen dit gedaan kunnen hebben.

Maar sommige soorten laten een aanpassing zien die wijzen op voeden zonder te landen. *Anhanguera* en zijn verwanten hebben tanden van verschillende grootte die op elke denkbare hoek uit de kaak steken. De voorste tanden zijn lange, gekromde tanden die in elkaar grijpen en dus uitermate geschikt om een bewegende prooi, zoals glibberige, spartelende vis, te pakken en beet te houden. De tanden die meer achteraan zitten zijn veel kleiner en er zitten grotere gaten tussen (zie figuur 40). Deze hebben een andere functie: ze zorgen er voor dat het voedsel verder naar achter wordt getransporteerd. Het ontbreken van

grote tanden voor het grijpen van prooi achter in de bek geeft aan, dat alleen de voortanden daarvoor gebruikt werden. Dat is natuurlijk logisch voor een dier dat de afstand tussen zijn lichaam en het wateroppervlakte zo groot mogelijk probeert te houden om zo de kans op neerstorten tot een minimum te beperken. De verlenging van de kaak is ook een goede manier om dit te bereiken.

Een dier in vlucht gaat altijd veel sneller dan de prooi onder water en dus zullen de kaken naar beneden en naar achteren geduwd worden als het zijn bek in het water steekt om de prooi te grijpen. Een sterke, flexibele nek zoals *Anhanguera* die heeft is een voorwaarde voor deze manier van vissen (maar overigens niet alleen voor deze methode; zie ook 'Mark vertelt: *Quetzalcoatlus*', pp. 41-45). Maar wat is dan wél echt herkenbaar voor deze manier van vissen? Nou, pterosauriërs die hun kaken in vlucht in het water steken, moeten de krachten die op de schedel werken, als ze hem er weer uit halen, neutraliseren. En dit kost veel kracht. Ze moeten dus hele sterke nekspieren hebben om hun kaken, met prooi en al tegen alle krachten in, uit het water te rukken. In fossielen kun je dit soort spieren alleen vaststellen door relatief gezwollen en complexe voorste nekwervels. In tegenstelling tot de meeste pterosauriërs heeft *Anhanguera* dit. Sommige aan *Anhanguera*-verwante dieren hebben juist kleinere voorste nekwervels, wat betekent dat ze geen vis vingen zoals *Anhanguera* dat deed, ondanks het feit dat hun leven zich voornamelijk in de lucht afspeelde.





Met huid en haar

Fossielen van skeletten zijn al zeldzaam, maar fossilisatie van de zachte delen komt nagenoeg nooit voor. We hebben slechts een handvol voorbeelden van pterosauriërfossielen die ons iets kunnen vertellen over de huidbedekking of de organen en veruit de meeste van deze fossielen zijn van de huid en vlieghuid. We hebben voorbeelden van gefossiliseerde (afdrukken) van ingewanden van dinosauriërs (*Scipionyx*) maar tot op heden hebben we (nog) niets van pterosauriërs.

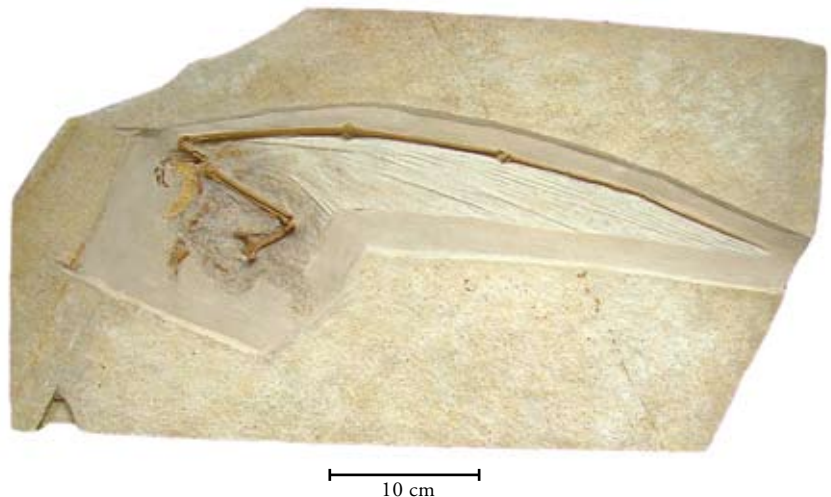
Spieren

De aanhechting van spieren is te zien aan de botten. Op deze plekken zijn de botten ruw, hebben ze richels of grotere uitsteeksels, waardoor de paleontoloog een idee krijgt van de spieren en hoe goed ze ontwikkeld waren. Het opperarmbeen is hiervan een goed voorbeeld (zie figuur 58): het grote uitstekende deel is bedoeld voor de aanhechting van sterke spieren voor het vliegen (zie figuur 51). Andere duidelijke littekens zijn te zien aan de schedel en onderkaak. Deze geven een idee van de kracht waarmee het dier zijn kaken kon sluiten en geven indirect aanwijzingen voor de leefwijze. Bij veel pterosauriërs die vis vangen in vlucht, zijn juist de spieren die verantwoordelijk zijn voor het sluiten van de onderkaak, sterk ontwikkeld (zie ook 'Mark vertelt: *Anhanguera*', pp. 81-83). Een nieuwe techniek van fotograferen, ontdekt door Helmut Tischlinger, heeft voor een doorbraak gezorgd: door het fotograferen onder ultraviolet licht (UV) zijn zelfs spieren zichtbaar gemaakt!

(Vlieg)huid

De belangrijkste vlieghuid was die van de vleugel (*cheiropatagium*; figuren 6 en 68), die redelijk smal is geweest. In tegenstelling tot de vleugel bij vleermuizen, waarbij de huid ondersteund wordt door de verlengde vingers van de hand (zie figuur 37), werd de vlieghuid van pterosauriërs intern verstevigd door dikke vezels van bind-

► *Figuur 68. De vlieghuid van deze Rhamphorhynchus muensteri is zo goed bewaard gebleven, dat zelfs de interne versteviging van vezels van bindweefsel (actinofibrillen) in kaart gebracht kon worden. Dit fossiel is bekend als de 'Zittel vleugel', vernoemd naar de wetenschapper die het beschreven heeft in 1882, Karl Alfred von Zittel.*



weefsel (*actinofibrillen*). Deze liepen ongeveer parallel met de vliegvinger. Aan de voorkant van de vleugel zat ook een vlieghuid (*propatagium*). Deze werd ondersteund door een specifiek pterosauriërbotje, het *pteroïd* (zie pagina's 77-78).

Er wordt nog steeds veel gediscussieerd over de vorm van de vlieghuid, maar ondanks enkele perfecte huidafdrukken zijn we nog steeds niet geheel zeker hoe de vlieghuid er precies uitgezien heeft. De huid die de vleugel vormt heeft vrijwel zeker met een grote bocht naar de enkels gelopen (figuur 69). Bij de vroege soorten is een grote huid zichtbaar tussen de achterpoten (*cruropatagium*), bij de latere pterosauriërs is deze huid gespleten. Daarnaast zijn er voeten gevonden met huid tussen de tenen en ook zijn er afdrukken van de drie korte vingers met huid. Het is wel duidelijk dat de vorm van de vlieghuid per soort verschilde. Zo is de vlieghuid van de vleugel in *Quetzalcoatlus* erg smal in vergelijking met bijvoorbeeld die in *Coloborhynchus*. Het lichaam van pterosauriërs is bedekt geweest met een soort haar, hoewel van een andere oorsprong dan ons haar en ook verschillend in bouw en eigenschappen. In verschillende fossielen kun je huid en vacht zien. Ook keelzakken (figuur 70), voetkussens (figuur 71) en zwemvliezen zijn aangetoond.

Hersenen

Opmerkelijk genoeg weten we juist wel veel van de hersenen, ondanks het feit dat ze niet kunnen fossiliseren. Doordat de hersenen voor het grootste deel uit water bestaan, zijn ze zo ongeveer het eerste dat vergaat nadat een organisme is gestorven. Maar soms vult de hersenholte zich met sediment dat vervolgens versteent, waar-



Figuur 69. De vlieghuid tussen de voorste en achterste ledematen is hier nog goed zichtbaar.



5 cm



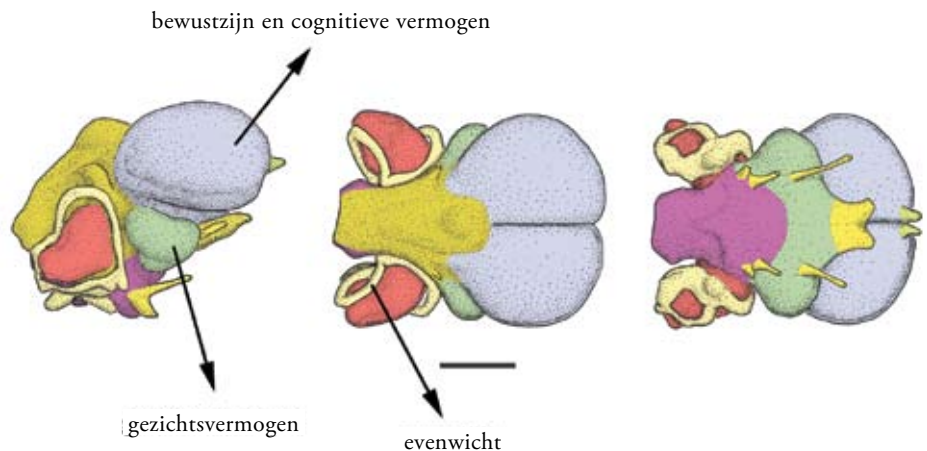
5 cm

▲ *Figuur 70. Keelzakken zijn aangetoond bij sommige pterosauriërs, zoals bij deze uit Solnhofen.*

► *Figuur 71. Voet van een Azhdarchidea-soort (Vroeg Krijt, Brazilië). Duidelijk is het voetkussen zichtbaar onder de hak.*

Figuur 72. De hersenen van de Krijt-pterosauriër Anhangueræ santanæ (gezien van opzij, van boven en van beneden). Ze zijn duidelijk reptielachtig, maar hebben toch veel overeenkomsten met vogels – deze zijn benoemd in de figuur. Weinig ontwikkelde gebieden die verantwoordelijk zijn voor ruiken, maar juist goed ontwikkelde delen voor het zien. Dat de delen van de hersenen – die verantwoordelijk zijn voor reflex, zoals balans en houding – goed ontwikkeld waren, was bekend. Recent onderzoek, echter, heeft aangetoond dat het orgaan dat verantwoordelijk is voor evenwicht, uitzonderlijk groot was.

door je een perfecte afdruk van de holte krijgt, een ‘afgietsel van de hersenen’ (figuur 72). Tegenwoordig zijn er ook andere methodes om de vorm van de hersenen te bepalen: de CT-scan (zie figuur 11). Hierbij wordt het voorwerp, de schedel in dit geval, digitaal in plakjes gesneden en kunnen de schedel en de vorm van de hersenen met behulp van software worden gereconstrueerd. We weten inmiddels dat de hersenen van de modernere, meer ontwikkelde pterosauriërs uit het Krijt erg lijken op die van vogels. De gebieden in de hersenen die verantwoordelijk zijn voor het zien zijn erg goed ontwikkeld, maar die voor het ruiken juist niet. Dat de delen van de hersenen die verantwoordelijk zijn voor reflex (zoals balans en houding) goed ontwikkeld waren, was bekend, maar recent onderzoek heeft aangetoond dat het orgaan dat verantwoordelijk is voor evenwicht uitzonderlijk groot was. De vorm van de hersenen lijkt een complex sociaal gedrag uit te sluiten.



Lichaamsbedekking

De huid van een pterosauriër lijkt qua bouw wel een beetje op die van een mens, wat nog eens versterkt werd door een opmerkelijk kenmerk voor reptielen: haar! Maar dit haar was niet vergelijkbaar met het haar van ons of andere zoogdieren en had ook niet een zelfde herkomst. Deze lichaamsbedekking blijkt erg te lijken op de bedekking die gevonden is bij sommige dinosauriërs, maar de lichaamsbedekking van andere dinosauriërs lijkt juist weer meer op veren. De ‘haren’ komen niet diep vanuit de huid, maar lijken juist te ontstaan aan het oppervlakte. Naast een praktische functie, zoals regulatie van de lichaamstemperatuur of het verminderen van frictie tussen lucht en huid bij vliegen, is het niet ondenkbaar dat de ‘vacht’ verschillend van textuur en kleur was om zo beter herkenbaar te zijn of om indruk te maken.

Voortbeweging

Lopen

Hoewel er nog steeds discussies zijn over het voortbewegen van pterosauriërs op het land, spitsen deze zich steeds meer toe op hoe ze precies op alle vier poten gelopen hebben. Hoewel het al lang bekend is bij de wetenschap dat ze zoolgangers waren en geen teengangers, is er pas de laatste jaren veel bewijs voor gevonden. Ook is lange tijd beargumenteerd dat pterosauriërs alleen op hun benen liepen, dus min of meer rechtop, maar tegenwoordig is algemeen geaccepteerd dat het viervoeters waren. Zoals reeds eerder is uitgelegd, stak hierbij stak de grote, onopvouwbare vleugel langs het lichaam omhoog. Ze zijn behoorlijk behendig op het land geweest, hoewel dat waarschijnlijk wat minder was met de eerste, minder geavanceerde pterosauriërs, omdat ze nog een vlieghuid tussen de achterpoten hadden en een lange staart (zie 'Mark vertelt: *Dimorphodon*', pp. 19-21). Daarnaast zat het lichaam bij deze eerdere soorten dichter op de grond vanwege de andere verhouding tussen de verschillende botten van de ledematen dan bij de latere pterosauriërs, en was het lichaam horizontaler in plaats van meer verticaal.

Vliegen

De verklaring voor het ontstaan van pterosauriërs en eigenlijk het ontstaan van het vliegen is voornamelijk theoretisch: er zijn tot nu toe geen fossielen gevonden (of herkend) die als voorvader van pterosauriërs kunnen worden aangemerkt. Waarschijnlijk zijn de voorvaderen boomedieren geweest die, springend van boom tot boom, een vlieghuid hebben ontwikkeld omdat je in een glijvlucht een zo groot mogelijk oppervlakte wilt hebben (zie figuur 33).

De verschillende vormen van vleugels en vlieghuid, maar ook de algehele grootte van de dieren, moeten tot gevolg hebben gehad dat er een breed scala aan vliegactiviteiten te zien moet zijn geweest. Algemeen wordt aangenomen dat de kleinere soorten actieve vliegers waren en dat de grote dieren, met spanwijdtes van zes meter of meer, efficiënte zweefvliegers waren die mogelijk zeer grote afstanden aflegden. Opstijgen heeft waarschijnlijk geen problemen opgeleverd, omdat de snelheid die nodig was voor het opstijgen erg laag lag. Het moet zelfs voor de meeste van de grootste pterosauriërs relatief gemakkelijk zijn geweest van het land op te stijgen door, na een kort sprintje, de lucht in te springen.

Diversiteit

Na meer dan 200 jaar verzamelen van pterosauriër-fossielen, hebben paleontologen iets meer dan 60 verschillende geslachten met ongeveer 100 soorten benoemd. Maar de aantallen verschillen, want de geldigheid van verschillende soorten is onduidelijk omdat ze op ontzettend fragmentarische overblijfselen zijn gebaseerd. Ongeveer de helft van de soorten zijn de laatste 30 jaar ontdekt. Deze plotse stijging is zeker gedeeltelijk veroorzaakt door de sterke toename van paleontologisch onderzoek, maar komt ook door de ontdekking van enkele belangrijke pterosauriër-vindplaatsen, zoals die in Brazilië en China (zie pagina's 51-54).



Leefwijze

De leefwijze van pterosauriërs verschilt natuurlijk per soort, net zoals de leefwijze van vogels van elkaar kunnen verschillen. Jaren heeft men gedacht dat het merendeel van de bekende soorten viseters waren, maar modern onderzoek laat keer op keer zien dat dit beeld niet juist is. Verschillende dieren moeten zich met ander voedsel in leven hebben gehouden. Toch blijft het zo dat de meeste fossielen uit gesteente komen dat met water te maken heeft gehad en dan dus ook meestal van pterosauriërs zijn die op vis jaagden. Dit komt omdat de kans op fossilisatie in waterrijke omgeving veel groter is, zodat het dier veel sneller bedolven kan worden onder zand en zo beschermd wordt tegen bijvoorbeeld vraat. Dit betekent dus niet dat er meer landinwaarts geen pterosauriërs leefden. Mogelijk is dit ook de reden dat we zo weinig weten van de voorouders van onze vliegende vrienden: er is gesuggereerd dat dit bosbewoners waren en dus met weinig kans op fossilisatie. Veel aandacht wordt besteed aan de leefwijze van pterosauriërs in de 'Mark vertelt'-verhalen.

Voortplanting

Al van af het begin ging de wetenschap er van uit dat pterosauriërs eieren legden (figuur 73). Immers, het waren reptielen en alle reptielen leggen eieren. Maar omdat er, in tegenstelling tot dinosauriërs, geen eieren waren gevonden, begon men te twifelen: wellicht waren ze toch levenbarend geweest, zoals bij slangen. Pas in het begin van de éénnentwintigste eeuw werden de vondsten van de eerste eieren gepubliceerd. Twee zijn afkomstig uit China en één uit Argentinië. Opvallend is dat de eieren een zachte schaal hadden, misschien vergelijkbaar met de leerachtige schaal van de eieren van de meeste van onze hedendaagse slangen. De studie van de botjes van de embryo's wijzen erop dat de dieren 'nestvlieders' waren: zodra ze uit het ei kropen konden ze vliegen. Maar mogelijk is dit niet het geval geweest voor alle baby-pterosauriërs. We hebben relatief veel fossielen van onvolwassen dieren en zelfs van dieren die waarschijnlijk net het ei uitgekropen waren, met name van pterosauriërs uit de Juraperiode (zie figuren 6 en 17).

Onlosmakelijk met de voortplanting verbonden is het baltsgedrag. Zoals eerder uitgelegd, worden de vele soorten kammen op de koppen van de meeste pterosauriërsoorten, deels in verband gebracht hiermee: indruk maken op de vrouwtjes, maar ook om de andere mannetjes de loef af te steken. Meer informatie kun je lezen in 'Mark vertelt: *Pteranodon*', pp. 92-95.

Eten...

Eén ding valt op als je boeken leest over pterosauriërs: de meesten waren viseters. Hoewel dit beeld de laatste jaren behoorlijk is bijgesteld, is het inderdaad waar dat het merendeel van de ons bekende pterosauriërs zich met vis of andere, in het water levende dieren, voedden (figuur 74). Toch zijn er genoeg soorten die zich met ander voedsel in leven hielden, zoals bijvoorbeeld de vroege pterosauriër *Anurognathus* (zie figuur 26), wat duidelijk is door hun brede bek vol met kleine tandjes. Mogelijk was *Tapejara*

Figuur 73. Het heeft tot een paar jaar geleden geduurd voordat er eindelijk eieren werden gevonden van pterosauriërs.

Mark Vertelt

Pteranodon



Jarenlang is de grootte van sommige pterosauriërs nogal overschat. Zo is in eerste instantie de vleugelspanwijdte van *Quetzalcoatlus* geschat op meer dan 20 meter en enkele jaren geleden zijn er zelfs geruchten geweest van een pterosauriër met een spanwijdte van meer dan 25 meter! Maar de spanwijdte van *Quetzalcoatlus* was waarschijnlijk niet meer dan tien meter (nog steeds erg groot hoor!) en de sporen waarop een spanwijdte van meer dan 25 meter was gebaseerd bleken vals te zijn. Zelfs de spanwijdte van ieders favoriete pterosauriër, *Pteranodon*, is op een gegeven moment overschat. Zo zou een robuuste schedel die behoort tot een oudere *Pteranodon*-soort, die met die taps toelopende kam, van een *Pteranodon* zijn met een spanwijdte van ruwweg tien meter. Deze soort, *Pteranodon sternbergi*, was echter met een spanwijdte van zo'n slordige zes tot zeven meter waarschijnlijk van vergelijkbare grootte als die andere *Pteranodon*-soort. Punt is, *Pteranodon* was helemaal niet zo heel erg groot... In tegendeel, de meesten waren juist behoorlijker kleiner dan men dacht en de uitleg legt een verrassende hoeveelheid details bloot over de leefwijze van een sinds lang uitgestorven dier...

We kennen *Pteranodon* al meer dan een eeuw. De eerste fossielen zijn gevonden in de kalkafzettingen van Kansas, Verenigde Staten, in 1870 door expedities onder leiding van de beroemde Amerikaanse paleontoloog Othniel Marsh (zie figuur 29). Tot nu toe zijn meer dan 1000 individuen van dit dier gevonden en we hebben dus genoeg materiaal kunnen bestuderen om een vrij goed beeld te hebben van de anatomie en proporties. En dat terwijl de manier van fossiliseren zo ontzettend anders is dan die van sommige Krijt-pterosauriërs uit Brazilië: *Pteranodon*-fossielen zijn zo plat als een dubbeltje! Naast de enorme tandeloze kaken en de opvallende kam heeft *Pteranodon* faam vergaard als de eerste echte reus van het luchtruim – een dier dat kon concurreren met de spanwijdtes van de destijds net ontwikkelde vliegtuigen (we praten immers over ruim 100 jaar geleden!). Ze lieten ook nog eens de bekende pterosauriërs van de Engelse Wealden-afzettingen qua afmetingen verbleken. *Pteranodon's* grootte heeft veel aandacht gekregen van vele onderzoekers die zich bezig houden met de luchtvaart om uit te zoeken hoe zo'n oversized dier kon vliegen. *Pteranodon* was een ultra-efficiënte, dynamische zwever die het luchtruim boven de *Western Interior Seaway*, de zee die Noord Amerika destijds over honderden kilometers lengte in tweeën deelde, doorkruiste. We weten door de vondst van een mooie braakbal dat hij leefde van relatief kleine visjes, dus voor één keer is het spiegelen van de leefwijze van pterosauriërs met die van zeevogels legitiem (zie 'Mark vertelt: *Anhanguera*', pp. 81-83). Eindelijk!

Maar goed, terug naar de grootte. Het zogenaamde 'feit' dat *Pteranodon* een reus was met een spanwijdte van zeven meter is doorgedrongen in zo'n beetje elk populair boek (en sommige wetenschappelijke!), maar waarom dan nu die twijfel? Chris Bennett is de man die ons kan helpen: aan hem is het te danken dat we een beeld kunnen schetsen dat gebaseerd is op het meest recente onderzoek. Chris heeft over de aarde rondgedoold om elk *Pteranodon*-fossiel dat hij kon vinden te bestuderen, te meten en te identificeren. Zijn



uitputtende analyse onthulde een onthutsend resultaat: alle exemplaren van *Pteranodon* kunnen onderverdeeld worden in twee groepen. Het onderscheid tussen deze twee groepen is voornamelijk gebaseerd op het verschil in grootte. De grootste groep, met 66% van alle exemplaren, bestaat uit de kleinste individuen met een spanwijdte van maximaal vier meter. Dit is weliswaar groter dan welke moderne vogel dan ook, maar voor een pterosauriër en zeker voor een pterosauriër uit het Laat Krijt – waar de grootte van pterosauriërs door het plafond ging – is vier meter niet meer van het gemiddelde. De overige 34% van

de fossielen bereikten spanwijdtes tussen zes en zeven meter. Dit verschil kan wellicht verklaard worden doordat de dieren in verschillende fases van hun leven zaten, maar de studie van de structuur van het bot laat echter zien dat alle fossielen volwassen of bijna volwassen waren toen ze stierven. Het bewijs sluit zich...

Maar het onderzoek onthulde dat er nog meer details zijn die deze twee groepen van elkaar onderscheiden: de kleinere dieren hebben een veel kortere kam op hun kop dan de grotere dieren, waarbij deze kammen zo lang kunnen worden als de kaak zelf. De punt van de kaak volgt een verge-

lijkbaar patroon. De echt grote jongens ontwikkelden bovenkaken die eindigden in stompe punten en met een overbite van de bovenkaak. Maar bij de kleine *Pteranodon* is de lengte van boven- en onderkaak veel meer gelijk. Ook is er verschil in de rest van het skelet: de kleine exemplaren hebben, relatief gezien, grotere openingen in het bekken. Deze verschillen zijn niet zo duidelijk bij de dieren die nog niet volwassen zijn.

Dus behalve de genoemde verschillen in hoofdversiering en bekken zijn de skeletten van de twee groepen identiek. Je zou dit kunnen verklaren door te denken dat het hier gaat om specialisatie van de dieren. Maar een verklaring die veel aannemelijker is, is dat het hier gaat om mannetjes en vrouwtjes – met andere woorden ze zijn seksueel dimorf, wat betekent dat er zichtbare verschillen zijn tussen mannetjes en vrouwtjes.

Ik vind dat alles aan deze pterosauriër vet *cool* is. Het feit alleen al dat we genoeg gegevens hebben om zeker te kunnen zijn dat *Pteranodon* seksueel dimorf is! Om dit uit te kunnen maken, moeten we hun reproductie systeem bekijken. Mannen hebben eigenlijk niet zo veel te doen als het gaat om voortplanting... Sterker nog, ons

'gereedschap' heeft slechts heel weinig spieraanhechting nodig. Dit betekent dat de mannelijke *Pteranodon* een smal geboortekanaal nodig heeft om de laatste eindjes van zijn ingewanden te herbergen en nog een paar andere dingetjes. Bij de vrouwtjes is dat wel even anders, want zij zijn het die de eieren moeten leggen en dus moeten ze een breed geboortekanaal hebben om het ei naar buiten te kunnen werken. In de kleine fossielen zien we de relatief brede openingen van het bekken en dus kunnen we aannemen dat de grote *Pteranodon*-fossielen mannetjes zijn en de kleinere vrouwtjes. Nu we dit weten kunnen we een vergelijking gaan maken met moderne dieren en kunnen we misschien wat meer te weten komen over *Pteranodon's* paringsgedrag, gebaseerd op 'regels' van de verschillen bij mannetjes en vrouwtjes bij moderne dieren.

Laten we ons op de mannetjes richten. Wat maakt een *Pteranodon* een mannetjes-*Pteranodon*? Nou, blijkbaar een groot lichaam en een opvallende hoofdversiering. Het blijkt dat er veel variatie is in vorm en grootte van de kam en de kaakuiteinden: sommige mannetjes hebben rechte kammen, terwijl anderen een halvemaanvormige kam



hebben. Sommige kaken zijn scherp gepunt, maar andere zijn min of meer stomp. Het feit dat onvolwassen dieren geen kammen hebben betekent dat deze kammen alleen van belang waren in het leven van volwassen dieren. En dus lijkt het voor de hand liggend dat ze een rol speelden in paring: een gedrag dat alleen voor volwassen dieren is weggelegd. Mannetjes zouden met hun kammen en kaken hebben kunnen pronken in competitie met elkaar om vrouwtjes. Als we er van uit gaan dat het gedrag van deze uitgestorven dieren – met betrekking tot voorplanting – vergelijkbaar is met moderne dieren, dan wijst de enorme grootte van de versierselen op de kop op een korte maar zeer intense periode van mannelijke competitie voor de gunst van het vrouwtje.

Maar zouden we (nou ja, ik in ieder geval) zo ver willen gaan om te speculeren dat hun relatieve robuuste lichaamsproporties een aanwijzing zou kunnen zijn van fysieke competitie? Met andere woorden, de mannetjes hebben waarschijnlijk een stevig robbertje gevochten. Dit kan dan ook sommige van de verwondingen verklaren die we zien in verschillende *Pteranodon*-fossielen.

Mogelijk zijn de mannetjes behoorlijke schuinsmarcheerders geweest, want dieren die sterk seksueel dimorf zijn, hebben de neiging polygaam te zijn. Met andere woorden, ze vinden het prima om relaties aan te gaan met verschillende partners. We kunnen ons *Pteranodon*-mannetjes voorstellen die vechten om harems van vrouwtjes of die continue met elkaar vechten, totdat een leuk vrouwtje langs komt waar ze het snel mee doen, waarna het vrouwtje wegvliegt om de eieren te maken en te leggen en de mannen verder gaan met vechten om de gunst van een ander vrouwtje.

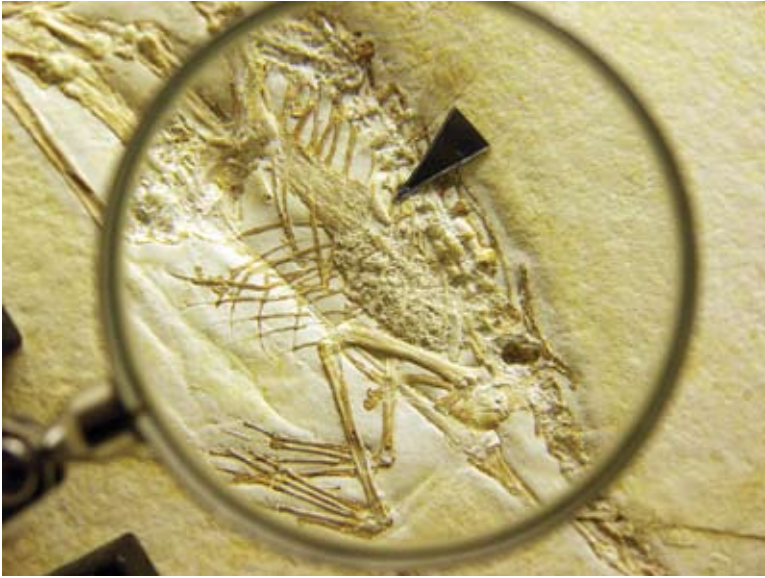
Daarentegen hebben vrouwtjes het relatief gemakkelijk. Met polygame mannetjes, die constant aan het vechten zijn om de gunsten van de vrouwtjes, hoeven ze alleen maar te wachten op de winnaar en dus op het hoogste kwaliteit zaad. Vandaar hun kleinere lichamen en het ontbreken van versierselen.

Veel van dit beeld grenst aan speculatie, maar het is wel een ‘educated guess’, zoals de Engelsen het zo mooi zeggen, en gebaseerd op basis van gedegen observaties van moderne dieren. Natuurlijk kunnen we nooit helemaal zeker zijn van onze interpretatie. Maar het feit dat we *überhaupt* zoveel informatie hebben kunnen vergaren – door de studie van fossielen – dat we kunnen speculeren over paringsgedrag van dieren die meer dan 80 miljoen jaar geleden zijn uitgestorven, is op zich al verbaazingwekkend, toch?

Ik hoop dat mijn plaat van *Pteranodon sternbergi* en zijn harem de genoemde punten hierboven toelichten. Alles aan de mannetjes wijst op de competitie met andere mannetjes. Niet alleen zijn ze veel groter dan de meer bescheiden uitzijnde vrouwtjes (inclusief een één meter lange, robuuste schedel), maar hij heeft ook nog eens een grote kam om zijn rivalen de loef af te steken. Bedenk wel, dat hij rechtop staand nog veel groter zou zijn geweest dan hier is weergegeven. In de figuur is hij bezig met opstaan zoals zoogdieren met lange ledematen dat doen – zich opdrukken met de voorste ledematen om zo op de achterste ledematen te gaan staan. Ik heb gekozen voor een ouder dier, omdat ik hem er zo uit wilde laten zien dat hij wel de laatste is die je uit zou willen opzoeken voor een gevecht. Hij staat dan ook niet op om weg te rennen voor de naderende storm van rechts, maar om te laten zien wie er eigenlijk echt de baas is.

De vrouwtjes hebben een kleinere schedel die een stuk minder robuust is. Waarschijnlijk zijn ze – in tegenstelling tot de mannen – lichter van kleur, wat past bij de functionele beperkingen van hun zeevogelachtig leven. Ik wil wijzen op nog een detail: er zijn geen kliffen op dit deel van de kust van de *Western Interior Seaway*. Vaak wordt gezegd dat kliffen nodig zijn om pterosauriërs op te laten stijgen en, ironisch genoeg, de studies van *Pteranodon* zijn vaak gebruikt om deze beweringen te ondersteunen. Maar raad eens... Er zijn totaal geen aanwijzingen die duiden op het bestaan van kliffen in dit deel van de wereld in deze tijd (althans, niet aan de oostkant), dus dat argument voor het opstijgen is niet echt sterk.

wellnhoferi (figuur 75), waarvan de bek in vele opzichten op de snavel van een papagaai leek, vegetarisch en leefde het dier van een dieet van fruit en zaden (en af en toe een verdwaald hagedisje? - zie 'Mark vertelt: *Tapejara*', pp. 114-115). Ook *Sinopterus dongi* (zie 'Mark vertelt: *Sinopterus*', pp. 104-106) is mogelijk een fruteter geweest. Recent onderzoek naar de gigantische *Quetzalcoatlus* suggereert dat deze dieren zich gevoed hebben met kleine landdieren (figuur 76), min of meer vergelijkbaar met ooievaars.



Figuur 74. De onbekende maaginhoud van een kleine Jura-pterosauriër.



◀ Figuur 75. *Tapejara wellnhoferi* was waarschijnlijk een zaadeter. Zie 'Mark vertelt: *Tapejara*', pp. 114-115.

► Figuur 76. *Quetzalcoatlus* verschalkt een baby-dinosauriër.



Vissen vangen kan op verschillende manieren. Een grote groep pterosauriërs, door de ene wetenschapper Ornithocheiridae en door de ander Anhangueridae genoemd, hebben goed gereedschap om in de vlucht spartelende vissen uit het water te pakken: tanden (voor meer hier over zie 'Mark vertelt: *Anhanguera*', pp. 81-83).

Voor een andere, tandeloze soort (*Thalassodromeus*; figuur 77), is een heel andere techniek voorgesteld: al vliegend zou deze met de onderkaak door het water geploegd hebben, zo iets als recente schaarbekken doen (zie 'Mark vertelt: *Quetzalcoatlus*', pp. 41-45). Maar hier is veel discussie over, want deze manier van vissen is zo gespecialiseerd en relatief inefficiënt dat het veel aanpassingen van het dier verlangt. Daarnaast is *Thalassodromeus* een enorm grote pterosauriër, wat voor een dergelijke visteknik een groot nadeel is. Deze manier van vissen is in het verleden overigens ook voor andere, kleinere pterosauriërs voorgesteld, die naast de scherpe mesachtige kaken (om goed door het water te kunnen ploegen) ook grote tanden hadden, zoals *Rhamphorhynchus*.

...en gegeten worden

Zonder twijfel zijn er vele opportunistische aaseters geweest die zich tegoed gedaan hebben aan een karkas van een pterosauriër (figuur 78), maar dit is niet vaak zichtbaar in het fossiele bestand. Toch hebben we aanwijzingen van pterosauriërs die als voedsel gediend hebben.

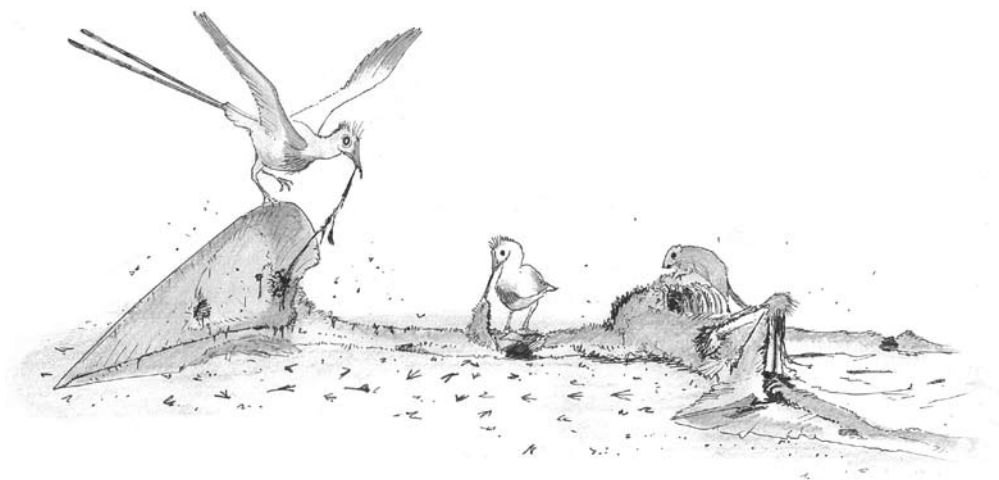
Een opmerkelijke vondst uit Solnhofen, Duitsland, laat zien dat pterosauriërs zijn opgegeten, verteerd en de restanten zijn uitgebraakt. Een braakbal bestaat uit een gedeeltelijk verteerde *Rhamphorhynchus* die, afgaande op de grootte van de botjes, nog niet erg oud was toen hij of zij werd opgegeten. We weten niet of het onfortuinlijke dier echt was overvallen of dat het al dood was. Ook zijn we niet zeker welk dier deze pterosauriër heeft opgegeten, maar de onderzoekers die het fossiel bestudeerd hebben denken aan een grote vis of een krokodil (figuur 79).



Figuur 77. *Thalassodromeus sethi* (de achterste, met de grote kam), abusievelijk vernoemd naar de Egyptische god Seth vanwege de vorm van de kam (die juist op de kroon van de god Amon lijkt!). Zie ook figuur 31.



▲► *Figuur 78. Ook pterosauriërs hadden niet het eeuwige leven. Ongetwijfeld hebben aaseters zich tegoed gedaan aan de karkassen van gestorven dieren.*



Steneosaurus

In figuur 79 is een *Steneosaurus*-krokodil afgebeeld als belager van een *Rhamphorhynchus*, waarvan bekend is dat hij voorkwam in de Solnhofen-lagune. Het is een soort die voornamelijk voor kwam in de zee. We hebben uitstekend gefossiliseerde exemplaren tot vier meter lang, waarvan de kaken en tanden suggereren dat het viseters waren. Maar, hoewel vis het grootste bestanddeel van hun dieet was, is het niet onredelijk aan te nemen dat ze soms ook ander voedsel aten. Gavialen (een krokodilachtige) bijvoorbeeld, die een vergelijkbare leefwijze hebben, staan bekend ook af en toe wel eens een vogel of zoogdier te verschalken. Ik kan me voorstellen dat het niet eenvoudig is om een klein pterosauriërtje te pakken te krijgen. Misschien een bliksemactie vanuit een hinderlaag in het diepe, donkere water terwijl de niets vermoedende pterosauriër zijn ding aan het doen is op het water. En tja, hoe raak je die onverteerbare resten kwijt? Inderdaad, via een prachtige braakbal!



Figuur 79. Steneosaurus grijpt een Rhamphorhynchus.

Irritator

Zo, dat zijn de feiten: tand in een wervel, mooier kan het haast niet. Maar misschien is de vraag hoe die tand in de pterosauriër-nek is beland spectaculairder! Er zijn maar twee logische mogelijkheden: of de *Irritator* heeft de levende pterosauriër te pakken gekregen en gedood; of hij heeft de reeds dode pterosauriër gevonden en opgegeten. Helaas kan die ene tand ons niet vertellen welke van de twee scenario's de juiste is, ondanks het feit dat de wetenschappers, die dit fossiel bekeken hebben, aanhangers zijn van de 'aaseet-theorie'. Maar moderne dieren, variërend van katten tot krokodillen, doden zo nu en dan vliegende dieren. Dus waarom zou zo'n *Irritator* dat niet gedaan kunnen hebben? Natuurlijk zal dit niet gemakkelijk geweest zijn omdat pterosauriërs weg kunnen vliegen, maar wat als je één verrast of als het dier al ziek, oud of gewond is...? In figuur 80 zit een *Irritator challengeri* achter een opvliegende *Brasileodactylus* aan, een nauwe verwant van *Anhanguera* (zie 'Mark vertelt: *Anhanguera*', pp. 81-83). Het tafereel speelt zich zo'n 110 miljoen jaar geleden af aan de rand van een lagune die we nu kennen als de Santana Formatie in noordoost Brazilië.



Figuur 80. *Irritator* op jacht.

Maar er zijn meer aanwijzingen van pterosauriërs als prooi. Drie nekwervels van een pterosauriër hebben nog een tand van *Irritator*, een roofdinosauriër, in zich verankerd en dus bewijst dit met bijna 100% zekerheid dat deze roofdinosauriërs zo af en toe pterosauriërs aten. Het ontbreken van chemische corrosie op de wervels zegt ons dat dit deel van de nek niet door de dinosauriër was doorgeslikt, want maagzuren zijn krachtig genoeg om op zijn minst het bot licht aan te tasten en dat ontbreekt hier in zijn geheel.

Ziekte en genezing

Zoals alle dieren konden pterosauriërs ook ziek worden of gewond raken. Er zijn verschillende voorbeelden van pterosauriërs die de meest akelige wonden en infecties hebben overleefd. Een goed voorbeeld is het Tokyo-exemplaar van *Coloborhynchus*, die een paar gebroken ribben heeft overleefd (figuur 81), maar ook een twee flinke infecties heeft gehad aan de onderkaak en schedel (figuur 82). De wetenschappers die dit exemplaar bestudeerd hebben, kwamen tot de conclusie dat het dier hier waarschijnlijk niet aan overleden is.

Anders is dat bij de *Ludodactylus* (figuur 83), die zo onfortuinlijk is geweest om een scherp boomblad in zijn bek te krijgen, waar het vervolgens vast is komen te zitten. Aan de krabsporen aan het ene uiteinde van de onderkaak kun je afleiden dat het arme dier geprobeerd heeft het blad uit de onderkaak te halen, maar zonder succes. Het blad is hem fataal geworden doordat hij niet meer kon eten en/of doordat de wond is gaan ontsteken. Nog een voorbeeld is de pterosauriër die een te harde landing heeft gemaakt, waardoor zijn kaken verbrijzeld zijn. Het dier heeft dit niet overleefd (figuur 84).



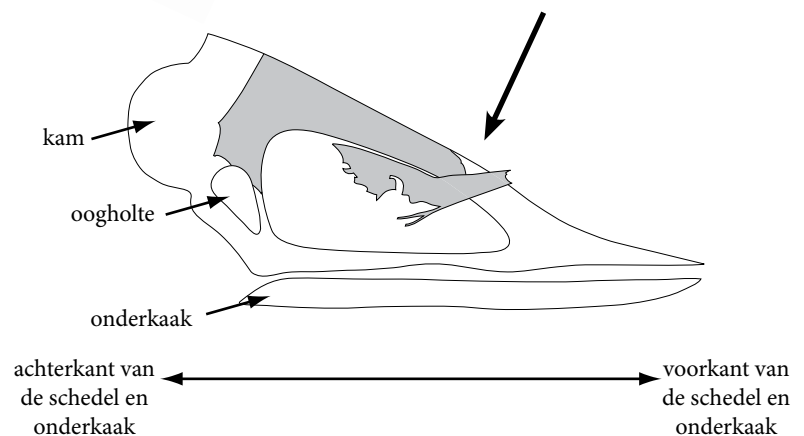
▲ **Figuur 81.** Veel fossielen laten verwondingen zien. Deze gebroken ribben van *Coloborhynchus piscator* zijn weer genezen.

◀ **Figuur 82.** Naast de gebroken ribben in figuur 81 heeft het dier ook geleden onder geïnfecteerd bot in de onderkaak en schedel.

Figuur 83. Dit zeer bijzondere fossiel is van Ludodactylus sibbicki. Het dier is gestorven doordat een houtig blad van een plant, vergelijkbaar met onze huidige yucca of agave, tussen de twee zijden van de onderkaak is vast komen te zitten. Door het blad, dat langs de tong liep, kon het onfortuinlijke dier niet meer eten. Het gerafelde uiteinde wijst erop dat het dier geprobeerd heeft het blad te verwijderen.



Figuur 84. Waarschijnlijk heeft deze tandeloze pterosauriër (vergelijkbaar met Tupandactylus) een fatale landing gemaakt, waardoor de voorkant van de boven- en onderkaak zijn verbrijzelt. De zwarte pijlen geven dezelfde schedelbotten aan.



Mark Vertelt

Sinopterus



Sinopterus dongi is een tandeloze pterosauriër uit het Vroeg Krijt van China en verwant aan bijvoorbeeld *Tapejara wellnhoferi* (zie 'Mark vertelt: *Tapejara*', pp. 114-115). De lagen waarin deze fossielen zijn gevonden, zijn beroemd vanwege de

fossielen van 'vogeldinosauriërs' en ook 'dinosauriërvogels' en van een onlangs gevonden reuzenzweefhagedis. De perfect gefossiliseerde hand en vingers van *Sinopterus* laat een serie sterk gekromde, smalle klauwen zien en verlengde voorlaatste vingerkootjes. Dit zijn kenmerken die je verwacht bij dieren die kunnen klimmen. Andere aspecten van de anatomie van deze pterosauriërs duiden ook op aanpassingen voor klimmen. Zo hebben de schouders een schoudergewricht dat helemaal naar buiten is gericht in plaats van een beetje naar achteren, zoals gebruikelijk bij andere pterosauriërs. Dit zorgt voor verhoogde mobiliteit van de bovenarm en daardoor kan de onderarm verder reiken. Pterosauriërs liepen met hun voeten plat op de grond, net zoals wij mensen. Dit is in tegenstelling tot vele andere dieren die op hun tenen liepen en dit heeft ze voorbereid op een klimmende leefwijze. Daarnaast zorgden de gewrichten van de achterpoten voor veel mobiliteit, wat ook erg handig is als je in bomen wilt klimmen. Dus het heeft er alle schijn van dat sommige groepen, zoals de Tapejaridae waartoe *Sinopterus* behoort, en





sommige vroege pterosauriërs zoals *Dimorphodon* (zie 'Mark vertelt: *Dimorphodon*', pp. 19-21), behoorlijk handig waren met het klimmen. Paleontologen denken dat *Sinopterus dongi* – en sommige andere vergelijkbare pterosauriërs – fruit hebben gegeten en klimmen zou dan natuurlijk goed uitkomen om de vruchten, die nog aan de boom hangen, er uit te plukken. Er zijn overigens verschillende moderne vogels, zoals de kasuaris, die alles wat ze nodig hebben aan vruchten, gewoon op de grond vinden. Mogelijk deden *Sinopterus dongi* beide. Maar goed kunnen klimmen heeft nog meer voordelen. Je kunt een goed onderkomen zoeken om te broeden en dat helpt om je natuurlijke vijanden te ontlopen. Hoewel sommige roofdinosauriërs ook heel goed konden klimmen, konden de lichtgewicht pterosauriërs waarschijnlijk takken beklimmen die de grotere en zwaardere rovers niet konden dragen.

In sommige opzichten zijn deze ideeën niet nieuw. Pterosauriërs hangend aan kliffen en bomen kennen we al vanaf het prille begin van het onderzoek naar deze groep dieren. Dat ze van

boomstam naar boomstam zouden hebben geklommen is aannemelijk, maar ze zullen zich niet hebben opgehouden tussen de kleine, dichtbebladerde takken, omdat hun klauwen meer lijken op fijne stijgijzers en klimhaken en niet geschikt waren voor het grijpen. Dit geldt zeker voor hun voeten en daarom zijn plaatjes waarin je pterosauriërs op vleermuisachtige manier aan de boom ziet hangen in de meeste gevallen verzonnen en is dit, morfologisch gezien, onmogelijk.

Dus, een klimmende pterosauriër... Maar wat moet dat kuiken dan in de kaken van onze *Sinopterus*? Wel, dit is gebaseerd op een fossiel van een braakbal uit het Vroeg Krijt van Spanje, waaruit blijkt dat er een vogelliefhebber was die regelmatig een feestmaal samenstelde uit jong gevogelte! De auteurs van de wetenschappelijke publicatie denken dat de braakbal van een pterosauriër afkomstig is of van een dinosauriër, maar verder komen we niet... helaas. Omdat *Sinopterus* een bek heeft die in de verte een beetje op die van de toekan lijkt, zou hij best een goede kandidaat kunnen zijn voor deze Mesozoïsche nestplunderaar.

Driedimensionale modellen

Introductie

De modellen die in de tentoonstelling te zien zijn (zie 'Voorwoord'), zijn wetenschappelijk onderbouwd, maar dit betekent niet dat ze er hetzelfde uit zien. Een voorbeeld hiervan zijn de twee versies van *Tupandactylus imperator* (figuur 85). Dit komt deels doordat verschillende paleo-kunstenaars ook verschillende technieken gebruiken – vergelijk bijvoorbeeld het verhaal van Erwin Meerman met die van het Portsmouth-team. Maar ook zijn wetenschappers het niet altijd met elkaar eens.

Erwin Meerman

Tot een deel van het werk van een paleontoloog behoort het reconstrueren van een uitgestorven dier. Dit kan met behulp van de computer of gewoon op papier, zoals vele van de figuren in dit boek, maar voor tentoonstellingen zijn driedimensionale reconstructies natuurlijk veel beter (figuur 86).

*Figuur 85. Twee interpretaties van *Tupandactylus imperator* (zie ook figuur 44). Links een model gemaakt op basis van de kennis van een tiental jaren geleden, terwijl recente ontdekkingen hebben geleid tot de rechter reconstructie.*



*Figuur 86. Erwin Meerman's model van *Dimorphodon*.*

Pterosauriërs in de media

De media gaat heel anders om met het weer tot leven brengen van uitgestorven dieren. De paleontoloog en de paleo-kunstenaars willen de dieren zo natuurgetrouw mogelijk namaken, daarbij gebruik makend van de resultaten van het meest recente onderzoek. Voor filmmakers, en zelfs voor sommige documentairemakers, gelden andere regels: het moet spectaculair zijn. Een voorbeeld zijn de, overigens geweldige, *Jurassic Park* films die in de jaren 90 van de vorige eeuw een ware *hype* rond dinosauriërs veroorzaakten. In de eerste twee delen spelen pterosauriërs geen rol van betekenis, maar in het derde deel wel. De pterosauriërs *Pteranodon* (zie 'Mark verteld: *Pteranodon*', pp. 92-95) worden gehouden in grote kooien. Zoals we eerder in dit boek hebben gezien, is *Pteranodon* een tandeloze pterosauriër, maar in de film hebben ze juist grote tanden. Daarnaast vangen ze hun prooien met hun achterpoten, maar pterosauriërs konden dit niet omdat ze, in tegenstelling tot de meeste vogels, geen *hallux* (grote teen) hebben. Bij vogels staat deze teen tegenover de rest van de tenen, zodat de voet zich ergens omheen kan klemmen (figuur 87). Dit is algemeen bekende pterosauriër-anatomie. Als het een discussie punt was dan zou het nog te verdedigen zijn om een dergelijke manier van jagen te laten zien, maar nu natuurlijk niet. Zelfs een hoog aangeschreven organisatie als de *BBC* liet *Quetzalcoatlus* destijds op de website *Walking with Dinosaurs* afbeelden met tanden, terwijl ook algemeen bekend is dat ze tandeloos waren (zie 'Mark vertelt: *Quetzalcoatlus*', pp. 41-45).



Figuur 87. Sommige roofvogels kunnen met hun poten prooien vangen doordat de grote teen tegenover de rest van de tenen staan. Pterosauriërs konden dit niet.

Maar hoe maak je zo'n reconstructie? Sommige paleontologen doen dit helemaal zelf, maar regelmatig wordt er samengewerkt met professionele kunstenaars. Er zijn natuurlijk verschillende manieren om dit te doen en de methode hangt erg af van de persoon die de reconstructies moet maken. We zullen eerst de werkwijze van paleo-kunstenaar Erwin Meerman volgen, die onder andere de levensgrote reconstructie heeft gemaakt van de 'Rotterdamse pterosauriër' die in de tentoonstelling is te zien, samen met het echte skelet (zie figuren 38 en 64).

Er is één ding waar iedereen mee moet beginnen: het zo goed mogelijk begrijpen van het dier. Dit betekent dat je als kunstenaar, net als een paleontoloog, goed het skelet, de spieren en pezen, de huid, de ogen, enzovoort moet bestuderen. De botten worden zo nauwkeurig mogelijk opgemeten, bij voorkeur aan het fossiel zelf. Deze maten worden omgezet in een schematische tekening op ware grootte en dan afgedrukt: zo heb je als het ware een bouwtekening en weet je meteen hoe groot het dier gaat worden.

Als eerste worden de grote volumes van het dier (kop, hals en lichaam) uit blokken purschuim gesneden. Pur ofwel polyurethaan, is een chemische stof die veel wordt toegepast in vloeibare vorm (in autolakken) of als blokken in dak- en vloerisolatie. Het is licht maar sterk en gemakkelijk te bewerken. De blokken worden aan elkaar gezet met ijzerdraad; dit fungeert als frame en vervangt de wervelkolom. Het vormt ook de basis voor de ledematen (figuur 88).

De spieren worden vormgegeven met een lichtgewicht klei ('Artista') die veel wordt gebruikt in de knutselwereld. Ook dit materiaal is licht maar stevig, net zoals het purschuim, en kan gemakkelijk verwerkt worden.

▼ *Figuur 88. Links het beginstadium van de levensgrote reconstructie van Dimorphodon: pur-blokken, verbonden met ijzerdraad, vormen de basis. Rechts zijn de vleugels ook toegevoegd.*



Het lichaam is nu klaar, op de huid na natuurlijk. Maar voor die wordt aangebracht, moet eerst de vlieghuid vorm worden gegeven. Allereerst wordt hiervoor het geraamte in de gewenste positie gezet. Nu kan onder het lichaam en tussen de ledematen een mal van klei worden aangebracht in de vorm van de vlieghuid. Daarna wordt de mal met polyesterhars en glasvezelmatten bekleed, waarbij de glasvezelmatten een bewapening voor de polyesterhars vormen. Als de klei droog is, wordt deze weggebroken. Nu blijft een dunne polyester vlieghuid over (zie figuur 88). In het geval dat de huid te dun blijkt, kan er nog een laag 'epoxy sculpt' worden aangebracht.

Nu kunnen we de overige huidstructuren aanbrengen op de rest van het lichaam. Het gehele oppervlak wordt nu met de 'epoxy sculpt' bekleed. Dit materiaal is uitermate geschikt voor dit soort werk: het is gemakkelijk te verwerken (vergelijkbaar met klei), is vrij licht en wordt uit zichzelf in één à twee uur hard. Daardoor moet de juiste vorm wel snel worden geboetseerd: eenmaal hard is het veel moeilijker te bewerken (figuur 89). Ook de nagels en tanden worden van dit materiaal geboetseerd. De ogen zijn dezelfde als die worden gebruikt bij het opzetten van vogels of zoogdieren. Het model wordt vervolgens met acrylverf afgewerkt.

Het is alles bij elkaar een tijdrovend proces dat vele maanden kan vergen. Niet alleen het werk zelf, maar ook het vergelijken met de aangeleverde gegevens en overleg met paleontologen en andere specialisten kost tijd. Maar het resultaat mag er dan ook zijn.

De Engelse modellen

Achtergrond

Gewoonlijk krijgen dinosauriërs voorrang als het gaat om het maken van levensgrote diorama's, maar in 2008 kregen paleontologen van de Universiteit van Portsmouth (Engeland) van de *Royal Society* de mogelijkheid om een serie pterosauriër-modellen te maken voor een tentoonstelling op de Southbank van de rivier de Theems in Londen in 2010. De voorgestelde tentoonstelling zou een plaatsje krijgen in het *Royal Society's Summer Science Festival*, een jaarlijks evenement waar het beste van de Engelse wetenschap gepresenteerd wordt. Maar in het jaar 2010 was er nog een



Figuur 89. De laatste hand wordt aan de details gelegd.

extra feestelijk tintje: het 350-jarig bestaan van de *Royal Society* waardoor het evenement nu in de *Royal Festival Hall* zou plaatsvinden, een prestigieuze locatie waar ook vele artistieke en culturele evenementen plaatsvinden.

Als het om het tentoonstellen van pterosauriërs gaat, komt de Universiteit van Portsmouth beslagen ten ijs: het maken van modellen gaat terug tot 1997 en het paleontologisch onderzoek naar pterosauriërs gaat zelfs terug naar de late jaren 80 van de vorige eeuw. Maar het prestigieuze karakter van de voorgestelde *Royal Society* tentoonstelling zette bij het team desalniettemin een flinke druk op de ketel om iets buitengewoons bij te dragen... Iets dat spectaculairder zou moeten worden dan tot dusver te zien was geweest. En... het grootste deel zou in de buitenlucht tentoongesteld moeten worden en zou zo dus overgeleverd worden aan het onvoorspelbare weer van de Britse eilanden, wat betekende dat de constructies veel aanpassingen zouden moeten hebben. Het team zag zich daardoor geplaatst voor een uitdaging die ze nog niet eerder hadden gehad, want alle modellen die tot dat moment gemaakt waren, waren voor tentoonstellingen binnenshuis (waaronder in *Buckingham Palace*).

Het idee

Dus er moest iets echt spectaculairs komen maar wat? Gelukkig kunnen pterosauriërs sowieso aan dit criterium voldoen, omdat ze de grootste vliegende dieren ooit waren, behoorlijk indrukwekkend zijn en totaal anders dan de dieren we nu gewend zijn!

Het eerste idee werd geboren door via de destijds nieuwe paleo-kunst, een driedimensionale weergave van een staande reuzen-pterosauriër samen met moderne giraffes te laten zien (figuur 90). Maar naarmate de omvang van het project

Figuur 90. Het eerste idee van de tentoonstelling in Londen was om Quetzalcoatlus naast een giraffe te zetten...



groeide, lieten we het idee van de giraffes voor wat het was om ons zo te concentreren op het maken van een hele vlucht pterosauriërs: twee staande dieren en drie in vlucht, vastgemaakt tussen de *Royal Festival Hall* en de kantoren van *Southbank Centre* (figuur 91).

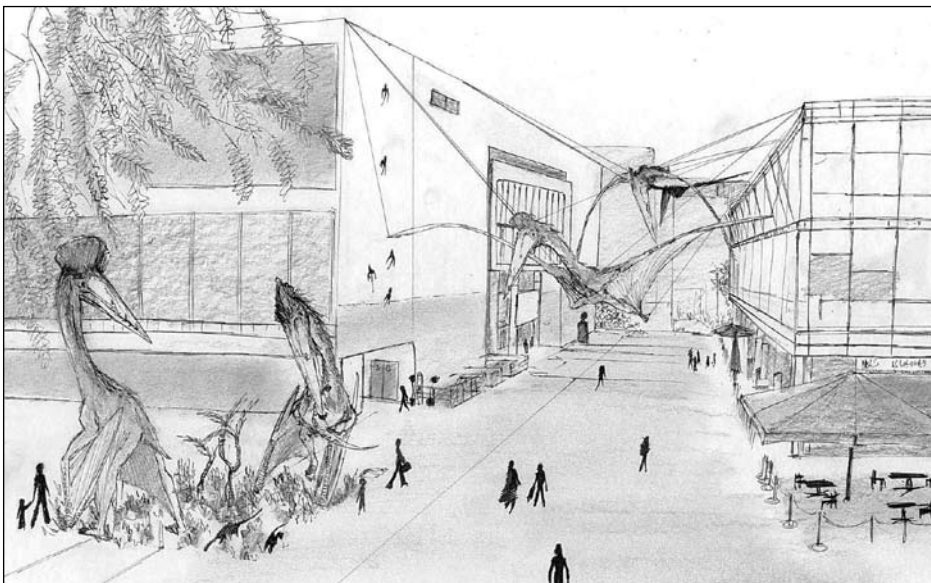
Eén van deze vliegende dieren zou het gat moeten overbruggen van de twee in volle vlucht en het paartje op de grond: met andere woorden, het zou een landend dier moeten worden. Maar we wilden ten minste één dier zo ontwerpen dat we konden laten zien hoe groot deze grootste vliegende dieren ooit zijn geweest: tien meter spanwijdte en staand meer dan vier meter hoog!

Maar het project was niet bedoeld om alleen maar de grootte van de dieren te laten zien. Ook de huidige stand van kennis met betrekking tot de diversiteit van pterosauriërs moest in beeld gebracht worden door andere, levensgrote modellen. Het aantal soorten dat is beschreven is de laatste jaren enorm toegenomen en de tentoonstelling was dus een mooie gelegenheid om soorten te laten zien die velen nog nooit eerder hadden gezien. Gelukkig hadden we hiervoor een ruimte in de *Royal Festival Hall* zelf. Tegen het eind van de winter in 2009 kon het werk dan ook beginnen.

Ontwerp

Het ontwerpen van het project begon in februari 2009 met het ontwerp van de modellen van de pterosauriërs. Je zou wellicht denken dat het ontwerpen van de modellen een relatief eenvoudige onderneming is: het enige wat het team te doen staat is de geschikte pterosauriërsoort uitzoeken, de fossielen gebruiken om de afmetingen te bepalen en het model maken, toch?

Nou, dat valt best tegen. We wisten al snel dat we de pterosauriërs uit de groep Azhdarchidae – grote tandeloze vliegende reptielen uit het Krijt – wilden laten zien, maar uitgerekend deze dieren zijn berucht om de zeer fragmentarische fossielen



Figuur 91. De ontwerpschets van de tentoonstelling zoals deze in Londen te zien was. Hier was het onderdeel van de Summer Science Exhibition ter ere van het 350-jarige bestaan van de Britse Royal Society.

en nogal onduidelijke indeling in soorten. Dus voordat we met het echte bouwen konden beginnen, moest het team eerst bepalen hoe ze er uit zagen en welke van de Azhdarchidae-soorten we konden namaken.

Toen we in de winter van 2009 begonnen, waren de grootste soorten van de groep Azhdarchidae, en *überhaupt* de grootste pterosauriërs die we kenden, *Quetzalcoatlus* (10 - 11 meter spanwijdte), *Hatzegopteryx* (10 - 12 meter spanwijdte) en *Arambourgiania* (11 - 13 meter spanwijdte). Dus we zouden ons op deze laatste moeten concentreren, als we een model wilden maken van de allergrootste pterosauriër ooit. Maar nadat we de fossielen hadden bestudeerd, kwamen we tot de conclusie dat er problemen waren met de schattingen van de grootte. Dit kwam enerzijds doordat de botten nogal verwrongen waren door de fossilisatie. Anderzijds had men, toen de grootte jaren geleden werd bepaald, geen rekening gehouden met de manier waarop pterosauriërs groeiden: net als met moderne dieren, groeide het lichaam niet evenredig. De nek en het hoofd, bijvoorbeeld, werden naar verhouding langer naarmate de dieren groter groeiden. Dus met het schatten van de grootte van een dier moet je met dit soort groeipatronen rekening houden. In het geval van *Arambourgiania* was dit niet gedaan en dus is de spanwijdte destijds waarschijnlijk te groot ingeschat. De evaluatie maakte duidelijk dat zowel *Hatzegopteryx* als *Arambourgiania* ongeveer net zo groot waren als *Quetzalcoatlus*: nog steeds erg groot maar wellicht niet zo enorm als voorheen werd gedacht.

Dus de spanwijdte van de grootste modellen zou niet groter moeten zijn dan 10,5 meter en er werd besloten dat de twee staande modellen en op zijn minst één van de vliegende dieren deze grootte moesten hebben. Maar niet alle modellen hoefden zo groot te worden, in tegendeel. De twee overige modellen van vliegende pterosauriërs moesten juist kleiner worden (met respectievelijk acht en zes meter spanwijdte), om zo een illusie van perspectief te geven van een groep landende dieren, maar ook om variatie binnen een groep te illustreren.

De spanwijdte is natuurlijk maar één van de bepalende afmetingen: andere afmetingen waren ook nodig om zo de proporties van het lichaam uit te rekenen. Maar zoals al eerder gezegd, het fossiele materiaal is erg fragmentarisch en dus werden de lengte van de verschillende delen van het lichaam – schedel, nek, ledematen enzovoort – berekend op basis van kleine Azhdarchidae-soorten waar we meer complete fossielen van hebben. Deze berekeningen werden zo veel mogelijk aangevuld met de maten van de grote Azhdarchidae. In het meest gunstige geval zou één soort als basismodel moeten dienen, maar met zo weinig fossiel materiaal voor handen, werd al het materiaal van zowel *Quetzalcoatlus*, *Hatzegopteryx* als *Arambourgiania* gebruikt. Hoewel het team besloot om *Quetzalcoatlus* na te maken, zijn de modellen niet echt van één bepaalde soort, maar zouden ze ook representatief kunnen zijn voor *Hatzegopteryx* of *Arambourgiania*.

In ieder geval werd het nu pas goed duidelijk hoe groot de grootste modellen zouden worden: rechtopstaand zou een volwassen man er gemakkelijk onderdoor kunnen lopen (figuur 92) en het vliegende model zou op een mooie zonnige dag de zon even verduisteren als het overvloedig (figuur 93).

Mark Vertelt

Tapejara



Een klein hagedisje probeert het vege lijf te redden uit de kaken van de hongerige *Tapejara wellnhoferi*. De paniek van het hapje is duidelijk te zien: net zoals ook moderne hagedissen in grote haast doen, rent het dier alleen op zijn achterpoten.

Niet verwacht hè, een pterosauriër die een sprintje trekt... Pterosauriërs zijn toch juist onhandig op land, of misschien toch niet? Sporen van pterosauriërs (zie figuur 3) tonen aan dat ze goed konden lopen met rechte of bijna rechte ledematen, zonder dat er zelfs maar een hint was, dat ze wijdbeens waggelden of min of meer kruiwend voortbewogen. Maar sommige van de sporen bestaan uit afdrukken die zo ver uit elkaar staan, dat de enige manier waarop ze gemaakt kunnen zijn is door te rennen – ja, zelfs met de huid tussen de voor- en achterpoten en alle andere specifieke pterosauriër-kenmerken. Sterker nog, de eerste sporen die van pterosauriërs zijn beschreven, zijn juist van een rennend dier, maar dat is pas veel later als zodanig begrepen. Ze konden dan misschien wel hard rennen, maar ze deden dit wel op een afwijkende manier.

Meestal als dieren rennen, dan trekken ze hun voeten naar binnen, zodat de sporen meer met elkaar op één lijn liggen. Bij pterosauriërs is dit het tegenovergestelde: bij wandelende dieren zijn de

voeten meer naar binnen gericht en juist bij het rennen richten de voeten zich meer naar buiten. Het idee hierachter is dat het lichaam naar voren komt. Zo kun je een langere pas maken en sneller vooruit komen. De relatief lange voorpoten gaan daardoor wat naar buiten staan.

Oh, en dan nog dit. Geloof het of niet, maar het idee bestaat dat pterosauriërs alleen in de vroege ochtend en late avond erg actief waren als de zonnestralen onder een bepaalde hoek op de aarde neerkomen. De theorie hier achter is, dat de dieren haaks ten opzichte van de zon heen en weer vlogen en ze de kammen op hun kop als zonnepanelen gebruiken om warmte op te nemen. Deze vroege zonne-energietheorie is nooit echt populair geworden, omdat het vol gaten zit waar een hele vlucht *Quetzalcoatlus* doorheen zou kunnen vliegen.





Een kijkje naar de variatie in kammen leert ons dat er pterosauriërs zijn met hele kleine kammen en een vrij grote groep had helemaal geen kam. Sommigen hebben kammen die weliswaar groot zijn maar waar het oppervlak heel klein van is (zie 'Mark Vertelt: *Nyctosaurus*', pp. 72-73) en weer anderen, waaronder die met de grootste kammen, hebben kammen die gemaakt zijn van weefsel dat helemaal geen warmte geleidende eigenschappen heeft gehad. Ja, zul je zeggen, maar dat is toch duidelijk aangetoond bij *Thalassodromeus*? Deze pterosauriër had toch een enorm goede bloedtoevoer naar de kam voor een goede warmtegeleiding? Nou, dan kan ik je uit de droom helpen: onlangs heb ik de bloedvaten in kaart gebracht van *Tupandactylus*, *Thalassodromeus* en verschillende schedels van vogels. Het resultaat suggereert dat de bloedtoevoer naar de kam van *Thalassodromeus* niets bijzonders

is geweest. Sterker nog: vogelsnavels hebben een betere bloedtoevoer dan menig pterosauriër-kam en – voor zover ik weet – is er geen enkele vogel die de snavel gebruikt voor het regelen van de lichaamstemperatuur. Met alweer een verworpen theorie kun je je afvragen of deze dieren echt zo vreemd waren. Ik bedoel, ze hebben hun eigen vliegmechanisme en soms een wel erg rare schedel, maar betekent dit dat ze alles anders deden dan andere dieren? Om bij het huidige voorbeeld te blijven, als ze wilden opwarmen waarom zouden ze dan niet met uitgestrekte vleugels in de zon gaan staan zoals zo veel moderne vogels – zoals bijvoorbeeld de aalscholver – dit doen? Als ze wilden afkoelen, is het dan niet voor de hand liggend dat ze even ergens in de schaduw gingen liggen of de koele wind over hun lichaam lieten glijden of hingen, zoals ook moderne vogels dat doen?



Eén deel van het skelet werd met opzet wat korter gehouden dan het eigenlijk zou moeten: de nek. Azhdarchidae-pterosauriërs hebben een enorm lange nek, zelfs in vergelijking met andere ‘langnek-pterosauriërs’, en werd geschat op zo’n drie meter voor een dier met een spanwijdte van tien meter. Een model met een nek op volle lengte zou natuurlijk spectaculairder zijn, maar dit zou het transport ernstig bemoeilijken. Nog belangrijker, een iets kortere nek verbeterde de stabiliteit aanzienlijk.

◀ *Figuur 92. Het paartje Quetzalcoalus zoals te zien was in London.*

▲ *Figuur 93. Enorme dieren maken ook enorme schaduwen...*

Houding

Nu we de verhoudingen uitgerekend hadden, konden we beginnen met de houding van de modellen. De houding van de vliegende dieren volgt de conventies van de meeste eerdere modellen van pterosauriërs, maar de staande modellen gaf het team de gelegenheid om de nieuwste resultaten van onderzoek over voortbeweging op land te laten zien. Recent onderzoek heeft namelijk aangetoond dat Azhdarchidae-pterosauriërs hun ledematen recht onder het lichaam hadden, vergelijkbaar met de moderne vogels en zoogdieren, en dit in tegenstelling tot de meeste andere pterosauriërs, waarbij de poten een beetje schuin naar buiten staan (zie ‘Het skelet’ op pagina 59 en verder).

De grondmodellen moesten dit weergeven, waardoor de lichamen 2,5 meter boven de grond zouden komen en, afhankelijk van de pose van de nek, in totaal zo’n vijf meter hoog zouden worden. Eén van de staande modellen, het mannetje, werd zo ontworpen dat het zijn maximale hoogte zou bereiken om te laten zien hoe gigantisch deze Azhdarchidae-pterosauriërs waren. De nek van het mannetje is zo ongeveer maximaal uitgestrekt, waardoor hij zijn blik in de richting van de vliegende dieren opgeheven heeft. Zijn vrouwelijke metgezel is ontworpen om beweging weer te geven, jagend op kleine prooidieren, waarvan ze één net te pakken heeft gekregen. Ook dit is een weergave van recent onderzoek, waaruit is gebleken dat deze vliegende reptielen op de grond naar eten zochten, misschien vergelijkbaar met ooievaars of neushoornvogels (figuur 94).



*Figuur 94. Een
kaalkopooievaar.*

Dergelijke enorme modellen kunnen alleen tot stand komen met behulp van technici die verstand van zaken hebben. De modellen moeten namelijk hun eigen gewicht kunnen dragen, maar ook tegen het onvoorspelbare weer van de Britse zomer kunnen.

Gelaste metalen frames werden gebruikt voor de grotere delen van de modellen en op zo'n manier geconstrueerd, dat ze ongeveer de vorm hadden van het echte skelet. Professionele ingenieurs en lassers werden ingeschakeld om zorg te dragen voor stevige frames van de vliegende modellen en technici van de Universiteit van Portsmouth zelf zorgden voor het ontwerp van de frames van de staande modellen. Deze frames zijn gemaakt van staal dat is bewerkt met verf om zo het roesten tegen te gaan. De grootte van de modellen en hun relatief kleine breedte bleek een probleem te zijn bij het stabiel maken van het frame: hun lichaam en nek zo hoog boven de grond en de relatief dunne beentjes maakte het model topzwaar.

De krachten waaraan de frames zouden worden blootgesteld, werden opgeheven door metalen strips te bevestigen over de ledematen die later door de vliegmembranen aan het zicht werden onttrokken. De frames van de grondmodellen, maar ook die van de andere dieren, zijn gemaakt met een afneembare nek en hoofd om zo het transport en de opbouw te vereenvoudigen (figuur 95). De onderdelen zijn verankerd in het frame met verlengde delen van hun eigen frame dat door de hele lengte van het lichaam loopt. Dus, hoewel de nekken wat korter zijn dan dat ze in het echt waren, zijn de frames van de nekken dus juist veel langer: wel drie meter!

De vliegende modellen hadden zo hun eigen problemen die opgelost moesten worden. Het gewicht van de staande modellen was niet zo belangrijk, maar de vliegende dieren mochten natuurlijk niet te zwaar worden: de kabels waar ze aan zouden komen te hangen moesten het gewicht wel kunnen dragen. De frames moesten juist extra sterk zijn om het hele gewicht, hangend aan slechts enkele bevestigings-

punten, te dragen. En ze moesten natuurlijk bestand zijn tegen harde wind en andere vervelende weersomstandigheden. Om hier meer inzicht in te krijgen, werd de hulp ingeroepen van *Griffon Hoverworks*, een bedrijf dat gespecialiseerd is in het maken van hovercrafts voor commerciële en militaire doeleinden. Aan hen werd gevraagd om de frames te ontwerpen, te testen en te bouwen. Met de computer werden frames gemaakt en getest in virtuele windtunnels voordat de echte frames van aluminium in elkaar werden gezet. Er is voor aluminium gekozen omdat het zeer licht is maar toch heel sterk. Elk van de frames hebben verschillende bevestigingspunten voor de kabels over het gehele lichaam, de ledematen en de nek om de modellen later op te kunnen hangen. Voor de zekerheid werden er ook bevestigingspunten aangebracht om het dier aan de grond te kunnen verankeren als het weer te slecht zou worden, maar dit bleek gelukkig niet nodig te zijn.

Vlees op de botten

Dus de frames imiteerden het skelet; pur (polyurethaan, zie; ‘Driedimensionale modellen: Erwin Meerman’, pagina 107 en verder) is gebruikt om de spieren, ingewanden en andere zachte delen vorm te geven (figuur 96). We wilden juist de dieren weergeven als echte dieren en niet als fragiele beestjes met lange dunne pootjes en nekken die lijken op levende skeletten met anorexia, wat jaren min of meer de standaard is geweest bij het maken van pterosauriër-modellen. Door goed naar de littekens op botten te kijken, die veroorzaakt zijn door de aanhechting van de spieren, konden we concluderen dat *Quetzalcoatlus* relatief gespierde bovenarmen- en benen had: dit maakt ze vergelijkbaar met de krachtig gespierde lichamen van onze moderne vliegende gewervelde dieren. Ook de schaarse aanwijzingen voor de spieren van de nek gaven ons reden om de nek dikker te maken en zo een idee te geven dat ze wat losser in hun vel zaten dan gebruikelijk is in modellen.

De pur-blokken werden ongeveer in de vorm gesneden met zagen, krabbers en vijlen en aan het frame vastgemaakt met een vloeibare variant van pur, dat ook een fantastische, waterafstotende lijm bleek te zijn en tegelijkertijd ook de gaten opvulde tussen de blokken. De bindende eigenschappen van het materiaal bleek zo sterk

◀ *Figuur 95. Het lichaam van de staande Quetzalcoatlus is één geheel: de nek met de kop kan zo in het lichaam gestoken worden.*

▼ *Figuur 96. Het ‘pur-stadium’ van één van de vliegende dieren (vergelijk met figuur 88).*



te zijn, dat hierdoor zelfs de stevigheid van de frames verbeterd bleek te worden. Helaas bleek deze spuit-pur ook heel echt goed te blijven plakken aan onze huid en haar en leverde nachtmerrie-achtige taferelen op om er mee te werken...

Na het vastmaken werden de pur-beelden bekleed met verschillende lagen polyesterhars met poederglas, om zo elk model van een sterk oppervlakte te voorzien dat goed bestand zou zijn tegen schade van buitenaf. Maar helaas bleek het oppervlakte van de hars erg onregelmatig te zijn met veel gaten, waardoor het moest worden gezandstraald: een flink werk als je bedenkt dat voor het grootste model op zijn minst 20 m² meter hars is gebruikt!

De vleugels van de vliegende modellen waren de grootste uitdaging. De vliegmembranen van echte pterosauriërs werden ondersteund door – naast het skelet – een serie van schijnbaar stevige vezels, die waarschijnlijk op zich zelf niet zo sterk waren maar in combinatie met elkaar de vleugel juist wel sterk en strak hielden (figuur 97). Maar ja, dit werkte dan misschien wel goed bij echte pterosauriërs, maar het betekende ook, dat bij de modellen iets verzonnen moest worden omdat er niets aan de membranen bevestigd kon worden.

Bij de grondmodellen kon dit probleem opgelost worden door zware staalnetten als basis te gebruiken en hierop de glasvezel aan te brengen, want het gewicht van de constructie was voor deze modellen minder van belang. Maar voor de vliegende modellen kon dit natuurlijk niet. Daarnaast zijn de ledematen ver uit elkaar geplaatst, waardoor zware vleugels te veel gewicht zou toevoegen en hierdoor mogelijk naar beneden zouden gaan zakken. De oplossing werd gevonden in het bekleden van aluminium netten met canvas dat eerst werd gedrenkt in kunsthars. De lichtgewicht vleugels zijn zeer zeker bestand tegen weersinvloeden en juist omdat de vleugels zo licht zijn, beïnvloeden ze de stabiliteit veel minder.

Details

Metalen frames, pur-blokken en hars maken het grootste deel uit van de modellen, maar de details moeten ze echt tot leven brengen: ogen, littekens, vacht (in vakjargon *pycnovezels* genaamd), schubben en kleur. Het weergeven van de lichaamsbe-



Figuur 97. De lichte maar sterke aluminium constructie van de vliegende pterosauriërs.

dekking was misschien wel het belangrijkste, omdat de tentoonstelling een ideale gelegenheid zou zijn om te laten zien dat pterosauriërs een haarachtige lichaamsbedekking hadden. Dit is wel bekend bij de paleontologen en is ondersteund door vele fossielen, maar het zou voor de meeste mensen van het publiek als een verrassing komen omdat men gewend is om reptielen met schubben te associëren.

Gewoonlijk wordt de huid van modellen voor buitententoonstellingen gemodelleerd om zo de indruk te geven van een soort vacht, maar wij vonden dat we moesten gaan voor een echte vacht. En dus gingen we op zoek naar een fabriek die nepbont maakt en konden we al snel de kop, de nek, de lichamen en bovenarmen en -benen bedekken (figuur 98). De vacht en het verenkleed van moderne dieren hebben een karakteristieke oriëntatie: dit is ook geprobeerd aan te geven bij de vacht van de modellen om overtuigender over te komen. Sommige plekken waar geen huid zat, zoals de handen en de voeten, zijn geverfd, waarbij ook de schubben zijn weergegeven. Hierbij is gekeken naar onder anderen krokodillen, om zo de verwantschap met reptielen te erkennen.

Geen van de bekende Azhdarchidae-fossielen bevat een deel van de schedel met een oogkas en dus moest de grootte van de ogen geschat worden met behulp van de grootte van de oogkassen in andere, kleinere pterosauriërs. In de grootste pterosauriër waar de oogkas van bekend is, is de geschatte diameter van de oogbal ongeveer 70 mm, wat behoorlijk groot is in vergelijking met onze ogen (ongeveer 25 mm doorsnede). Het is echter maar een fractie van de totale lengte van de schedel van *Quetzalcoatlus*, die tot 2,5 meter lang kon worden. De oogleden en rimpels zijn gemaakt van zeer flexibel materiaal dat is gedrenkt in kunsthars; dit materiaal is ook gebruikt om de neusvleugels te maken.

Voor de *Quetzalcoatlus*-modellen betekende de grootte van de dieren een bonte kleurenverzameling. Het verschil tussen mannetjes en vrouwtjes (sexueel dimorfisme, zie ook 'Mark vertelt: *Pteranodon*', pp. 66-68), ook al aangegeven door de



Figuur 98. De dieren zijn voorzien van nepbont.

Kleur: eindelijk wetenschappelijk bewijs

Waarschijnlijk is één van de meest gestelde vragen over prehistorische dieren wat voor kleur ze hadden. En, tot voor kort, konden de paleontologen daar heel weinig op terug zeggen. Sommige aspecten van kleur en kleurpatronen zijn al lange tijd bekend voor een zeer selecte groep van fossielen, maar de meeste details van de patronen en kleuren bleven volkomen onbekend. Maar nieuwe technieken om kleurproducerende cellen in fossiele veren en haar te interpreteren zijn uitgeprobeerd op perfect bewaard gebleven dinosauriërs uit China en met succes. Dus in de nabije toekomst worden deze technieken mogelijk op grote schaal toegepast om zo de kleur van vele uitgestorven dieren, inclusief pterosauriërs, te bepalen. Maar de huidige technieken werken alleen bij uitzonderlijk goed bewaard gebleven fossielen, en is het voorspellen onwaarschijnlijk dat we alle kleuren te weten komen. Dus lijkt het alsof we grotendeels aan het raden zijn als het gaat om kleuren, maar het is fout om te denken dat paleo-kunstenaars zomaar iets kunnen doen: er zijn beperkingen. De ecologie van een uitgestorven dier speelt een rol in zijn kleuren. Bijvoorbeeld: een roofdier dat vanuit een hinderlaag zijn prooi probeert te grijpen, zal niet zo snel heel bont gekleurd zijn. We kunnen ook kijken naar de kleuren van moderne verwanten van de fossiele dieren en zo een voorspelling doen welk bereik van de golflengte van het licht de verre voorouder kon zien. Het idee hier achter: het is onwaarschijnlijk dat een dier energie steekt in het produceren van een 'dure' kleurenvacht of een 'duur' verenkleed, terwijl die misschien niet eens zichtbaar voor ze zijn. Daarnaast leren we van moderne dieren dat sommige kleuren veel zeldzamer zijn dan andere, maar ook dat grote dieren vaak saaier gekleurd zijn dan kleine. Ook het type huidbedekking heeft invloed op de kleur: veren en schubben zijn in staat licht op een andere manier te breken dan haar en blote huid. Weliswaar zijn dit maar globale aanwijzingen, maar toch geven ze een raamwerk waarbinnen de paleo-kunstenaar zou moeten werken.

kam op de kop van het mannetje, is geaccentueerd door hem een donkergrijze en zwarte vacht te geven, tezamen met een gorilla-achtige zilverrug en wat meer prominente blauwe tinten langs de voorste rand van de vleugel. Ook de kam is zwart gemaakt. Paleo-kunstenaars hebben de neiging om alle kammen een felle, opvallende kleur te geven, maar sommige, grote, opvallende structuren in moderne dieren zijn ook niet altijd fel gekleurd (denk hierbij aan de neushoornvogel of de kasuaris).

Andere details, zoals littekens, wonden en de afbrokkelende hoorn laag van de kaken, zijn aangebracht om de illusie te geven dat het om echte dieren gaat die volop deelnemen aan de wereld om hen heen. Zoals reeds uitgelegd, hebben veel pterosauriër-fossielen verwondingen die de dieren tijdens het leven hebben opgelopen en velen lijken zelfs de meest ernstige verwondingen overleefd te hebben (zie figuren 81 en 82). We hebben met name het mannetje een doorleefd uiterlijk geprobeerd te geven naar aanleiding van de suggestie dat sommige pterosauriërs wellicht een hele harem van vrouwtjes had en die moest verdedigen tegen andere mannetjes (zie ook 'Mark vertelt: *Pteranodon*', pp. 92-95). Het mannetje heeft dus zijn portie verwondingen wel gehad.

Eten en andere verfraaiingen van de modellen

Naast de nieuwste gegevens verwerken die betrekking hebben op het uiterlijk van de modellen, moesten ook de nieuwste ontwikkelingen met betrekking tot het voedsel verwerkt worden. Dus moesten de modellen iets eten en, in overeenstemming met de nieuwste resultaten van onderzoek, werd gekozen voor een kleine dinosauriër of, zoals je wilt, een baby-dinosauriër van een wat grotere soort. Er zijn vele soorten beroemde dinosauriërs die tegelijkertijd met Azhdarchidae-pterosauriërs leefden, dus dat was niet zo moeilijk: een baby *Alamosaurus* – een veel voorkomende sauropod-dinosauriër uit het Laat Krijt. De belangrijkste reden om deze soort te kiezen was het feit dat sauropoden iconische, gemakkelijk te herkennen dinosauriërs zijn, wat daarom geen twijfel liet over het dieet van de reuzen-pterosauriër. Een meer praktische overweging is het feit dat fossiele huid afdrucken van zowel embryo's als van de meeste sauropod dinosauriërsoorten slechts licht geschubd waren: er hoefde dan ook niet veel tijd gestoken te worden in het maken van de huid van deze lekkernij. Het nest met één 'nestvliedende' pterosauriër-baby is toegevoegd om zo de recente ontdekking van eieren aan te geven.

De koppen

Aan de muur zien we verschillende, levensgrote koppen van pterosauriërs die de kleine vlucht *Quetzalcoatlus* vergezellen. De meeste zijn gemaakt door studenten van de Universiteit van Portsmouth en één, *Tupandactylus imperator*, is gemaakt door de Nederlander Erwin Meerman (naast de *Anhanguera* en *Dimorphodon*).

De bedoeling van deze muur is om zo een indruk te geven van de enorme verscheidenheid aan pterosauriërs die er was. Het feit dat sommige pterosauriërs heel klein waren, zoals de Anurognathidae, maakten ze ongeschikt voor de tentoonstelling in Londen. Maar toch zijn vele groepen vertegenwoordigd: de klimmende 'pitbull'-pterosauriër *Dimorphodon* (zie 'Mark vertelt: *Dimorphodon*', pp. 19-21), de meeuw-achtige *Rhamphorhynchus* en de albatros-achtige *Coloborhynchus*, *Pteranodon* (mannetje én vrouwtje, zie 'Mark vertelt: *Pteranodon*', pp. 92-95) en *Nyctosaurus* (zie 'Mark vertelt: *Nyctosaurus*', pp. 72-73), maar ook de rare *Pterodaustro* (zie 'Mark vertelt: *Pterodaustro*', pp. 66-68) en de nauw verwante 'eendenbek-pterosauriër' *Gnathosaurus*. De schaaldier-etende pterosauriër *Dsungaripterus* geeft *acte-de-presence* (zie 'Mark vertelt: *Dsungaripterus*', pp. 24-25) en ook de mogelijke

Alamosaurus

Een volgroeide *Alamosaurus* kon 20 meter lang worden, misschien zelfs nog wel iets langer en werd geboren uit eieren die niet groter waren dan een voetbal. Een pasgeboren baby zou ongeveer een meter lang zijn, net zoals het exemplaar dat tussen de kaken van de *Quetzalcoatlus* is beland. Fossielen suggereren dat baby-sauropen niet door hun ouders werden verzorgd en dus, klein en weerloos, zullen ze vrijwel zeker vertrouwd hebben op onopvallendheid en hun schutkleuren om de roofdieren te ontlopen.

pterosauriër-gier *Istiodactylus*. Er zijn verschillende versies van de flamboyant versierde Tapejaridae-pterosauriërs (zie ‘Mark vertelt: *Tapejara*’, pp. 114-115) net zoals de gigantische Thalassodromidae-pterosauriërs.

De koppen zijn van dezelfde materialen gemaakt als de grote buiten modellen, maar zonder het interne, metalen frame. Ook hier zijn details toegevoegd om de koppen zo levendig mogelijk te maken. De *Thalassodromeus* bijvoorbeeld (zie figuur 77), heeft een groot litteken over zijn gezicht en een oog met staar, terwijl *Rhamphorhynchus* een paar gedeeltelijk doorgekomen tanden heeft. De vacht van sommige dieren zijn versierd met lange ‘veren’ en manen of juist bijgeknipt om verschillende effecten te krijgen.

Vervoer

Zoveel modellen, waarvan sommige van enorme afmetingen, nam verschillende werkplaatsen en grote kamers in beslag om ze te kunnen maken en op te slaan voordat ze naar Londen vervoerd konden worden. Voor het transport waren drie vrachtwagens nodig: twee gesloten trucks met daarin het staande paartje *Quetzalcoatlus*, de twee kleine vliegende modellen, de koppen en andere onderdelen die nodig waren voor de tentoonstelling (info panelen en dergelijke). Voor het grootste vliegende model was een dieplader nodig, maar het model was nog steeds te groot, ondanks de indrukwekkende afmetingen van de oplegger. Dus moest een houten geraamte worden gemaakt, waarop het model – onder een hoek van 60 graden en met zijn voeten omhoog – gezet kon worden (figuur 99).

Het installeren van de vliegende modellen op de *Southbank* moest ’s nachts gebeuren. Ze moesten tussen twee gebouwen opgehangen worden, maar mocht het fout gaan, dan was het niet de bedoeling dat de winkelende moeders en passerende zakenlieden aan vallende onderdelen ten prooi vielen. De modellen zijn opgehangen aan de twee gebouwen via verschillende punten aan hun frames met speciaal aangebrachte tuigage. De kabels werden in alle richtingen strak gespannen, zodat de modellen bij alle windsnelheden stabiel bleven. De staande modellen, hoewel voorzien van bevestigingspunten voor stabilisatiekabels, zijn verzwaard met zand-

zakken: dit bleek voldoende om de topzware pterosauriërs stevig op hun poten te laten staan. In Rotterdam bleek het echter onmogelijk om de dieren buiten, tussen het Natuurhistorisch Museum en de Kunsthal op te hangen, en dus hangen ze binnen. Dit heeft een onverwachte intiem maar ook intimiderend effect: de grootste vliegende dieren ooit op raakafstand boven je hangend...



Figuur 99. Het transport van de grootste van de drie vliegende dieren was alleen mogelijk op een dieplader.



Figuur 100. Overzicht van de tentoonstelling 'Ptero's boven Rotterdam' in het Natuurhistorisch Museum Rotterdam.



Verder lezen

Er zijn niet veel algemene, voor het publiek toegankelijke boeken over pterosauriërs. In het Nederlands is het huidige werk het enige, maar in andere talen zijn er wel een paar te vinden.

Het is al bijna 20 jaar oud en daarom niet erg *up to date* met betrekking tot de snelle ontwikkeling van deze tak van paleontologie in de laatste 20 jaar, maar nog steeds geldt Peter Wellnhofer's *Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs* (1991) als één van de standaardwerken. Dit boek, dat rijk geïllustreerd is met foto's en prachtige paleo-kunst van de legendarische John Sibbick, is zeer toegankelijk. Peter Wellnhofer, de 'vader van pterosaurologie' heeft veel over pterosauriërs gepubliceerd, waaronder verschillende wetenschappelijke boeken.

Een ander algemeen boek is Dave Unwin's *The Pterosaurs: From Deep Time* (Pi Press, 2006). Inhoudelijk erg goed en zeer *up to date*, maar de gebruikte proza is soms nogal vermoeiend.

Mark Witton is druk bezig met de laatste hand leggen aan een algemeen boek dat zijn verfrissende kijk op deze dieren in woord en beeld uit de doeken doet.

Zoals uitgelegd zijn er nogal wat wetenschappelijke publicaties verschenen de laatste 20 tot 30 jaar. Het boek *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs* onder redactie van Eric Buffetaut en Jean-Michel Mazin (*Geological Society*, 2003) is een voortbrengsel van het eerste congres over vliegende reptielen en behandelt een grote variëteit aan onderwerpen. Het Zitteliana volume *Flugsaurier: Pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer*, dat in 2008 is uitgekomen onder redactie van Dave Hone en Eric Buffetaut is vergelijkbaar en verscheen naar aanleiding van het tweede pterosauriërcongres – dit keer in München. We wachten nog op het boek dat gaat uitkomen van het derde congres (Beijing, 2010). Toegespitst op functionele morfologie is het boek dat is samengesteld door Sankar Chatterjee en R.J. Templin *Posture, Locomotion, and Paleocology of Pterosaurs* (*The Geological Society of America*, 2004).

Op het internet is veel te vinden over pterosauriërs. Als eerste is te noemen www.pterosaur.net, een website die zich uitsluitend richt op deze prehistorische dieren en dat wordt onderhouden door pterosaurologen en paleo-kunstenaars. Chris Bennett's website <http://bigcat.fhsu.edu/biology/cben-nett/research.html> is onder andere van belang omdat hij een redelijk uitgebreide publicatielijst bevat. Veel informatie is ook te vinden op Dave Hone's weblog <http://archosaurmusings.wordpress.com>. Tenslotte worden veel pterosauriërs besproken op Wikipedia. Hoewel de meeste informatie, zeker als basis, redelijk goed is, dient men deze bron zeer kritisch te benaderen.

Figuurverantwoording

Figuur p. 7, 36: Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan University of Portsmouth; figuur p. 3, 84, 125 en 'Mark vertelt' figuur: Mark Witton; (1): Mark Witton; (2): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer; (3): Erno Endenburg naar Unwin (2006: 217 & 213 respectievelijk); (4): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het Sedgwick Museum, Cambridge; (5): André J. Veldmeijer. Met dank aan het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; (6): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (7): Foto's van de fossielen door André J. Veldmeijer. Met dank aan het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe. Paleo-kunst door Mark Witton; (8). Mike Everhart. Met dank aan University of Kansas, Verenigde Staten; (9): Zwart/wit foto en bijbehorende tekening door onbekende fotograaf en tekenaar. Met dank aan NCB Naturalis, Leiden. Foto onder door André J. Veldmeijer. Met dank aan het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; (10): Jolanda Bos; (11): Dr. S. Boor & Prof. Dr. P. Stoeter, Neuroradiologie, Universiteit van Mainz. Met dank aan NCB Naturalis, Leiden; (12): Mikko H. Kriek naar Unwin (2006: 33); (13): Benjamin Waterhouse Hawkins; (14): Foto door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München. Gravure door Egid Verhelst jr.; (15): Edward Newman; (16): Thomas Hawkins; (17): Tiberius Cornelis Winkler; (18): Heinrich Harder; (19): Salima Ikram. Met dank aan het Egyptisch Museum Cairo en Supreme Council of Antiquities; (20, 21, 23): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer naar Norman (1985: 17); (22): Erno Endenburg. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (24): Ilja Nieuwland; (25): Foto door Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; tekening door Mark Witton; (26): Mark Witton; (27): Foto door Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (28): Mike Everhart; (29): Mark Witton; (30): Dave M. Martill; (31): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan University of Portsmouth; (32): Dave Hone; (33): Mark Witton; (34): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan Teylers Museum, Haarlem; (35): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan University of Portsmouth; (36): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (37): André J. Veldmeijer naar Eaton (1910: pl. XXXI) en Goldfinger (2004: 216 en 218 respectievelijk); (38): *Criorhynchus mesembrinus* door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; *Coloborhynchus spielbergi* en de *Anhanguera*-soort door Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan NCB Naturalis, Leiden en American Museum of Natural History, New York respectievelijk; *Tupuxuara* door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan Iwaki Museum for Coal Mining and Fossils, Iwaki; (39): Foto door Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (40): *Coloborhynchus piscator* door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het National Science Museum, Tokyo; *Anhanguera*-soort door André J. Veldmeijer. Met dank aan Staatliches Museum für Naturkunde,

Karlsruhe; (41): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan NCB Naturalis, Leiden; (42): Met dank aan Bruno Campos, Manuel Maingéot en Mark van Tomme; (43): Mark Witton; (44): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; (45): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan University of Portsmouth; (46): Linker wervel door André J. Veldmeijer. Met dank aan Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe); rechter wervel door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het National Science Museum, Tokyo. (47): *Tapejara* notarium door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het Iwaki Museum for Coal Mining and Fossils, Iwaki; *Coloborhynchus* notarium door Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan NCB Naturalis, Leiden; (48): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (49): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het National Science Museum, Tokyo; (50): Foto door de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (51): André J. Veldmeijer naar Wellnhofer (1991: 147); (52): Links door André J. Veldmeijer. Met dank aan Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; rechts door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het National Science Museum, Tokyo; (53): *Coloborhynchus*-bekken door Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan NCB Naturalis, Leiden; *Pterodactylus*-bekken door de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (54): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan het American Museum of Natural History, New York; (55): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het Iwaki Museum for Coal Mining and Fossils, Iwaki; (56): Mark Witton; (57): André J. Veldmeijer. Met dank aan Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; (58): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het National Science Museum, Tokyo en het Iwaki Museum for Coal Mining and Fossils, Iwaki respectievelijk; (59): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het Iwaki Museum for Coal Mining and Fossils, Iwaki; (60): Beide foto's door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Boven met dank aan het National Science Museum, Tokyo, onder met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (61): Dave M. Martill. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (62): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het Iwaki Museum for Coal Mining and Fossils, Iwaki; (63): André J. Veldmeijer. Met dank aan Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; (64): André J. Veldmeijer. Met dank aan het American Museum of Natural History, New York (fossiel) en Adri 't Hooft Photographic Service. Met dank aan Erwin Meerman (model); tekening door Martin Hense; (65): Mark Witton; (66): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (67): Mark Witton; (68): Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (69): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; (70): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; (71): André J. Veldmeijer. Met dank aan het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; (72): Larry Witmer; (73): Mark Witton; (74): Erno Endenburg / André

J. Veldmeijer. Met dank aan het Jura Museum, Eichstätt; (75): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het Iwaki Museum for Coal Mining and Fossils, Iwaki; (76-80): Mark Witton; (81-82): Erno Endenburg / André J. Veldmeijer. Met dank aan het National Science Museum, Tokyo; (83): Eberhard 'Dino' Frey. Met dank aan het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; (84): Foto door Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe. Tekening door Erno Endenburg / André J. Veldmeijer; (85): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan Erwin Meerman (links) en University of Portsmouth (rechts); (86): Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan Erwin Meerman; (87): Linda Oswald; (88): Erwin Meerman; (89): Wim Phaff; (90-91): Mark Witton; (92-93): Dave M Martill; (94): Linda Oswald; (95-99): Dave M. Martill; (100): Adri 't Hooft Photographic Services.

Mark vertelt: *Anhanguera*: paleo-kunst door Mark Witton. Foto door Linda Oswald; Mark vertelt: *Dimorphodon*: paleo-kunst door Mark Witton. Foto door Erwin Meerman; Mark vertelt: *Dsungaripterus*: paleo-kunst door Mark Witton. Foto door Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan Stiftung Hirsch (Karlsruhe); Mark vertelt: *Nyctosaurus*: paleo-kunst door Mark Witton. Foto door Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan University of Portsmouth; Mark vertelt: *Pteranodon* paleo-kunst door Mark Witton. Foto door Mike Everhart. Met dank aan Met dank aan University of Kansas, Verenigde Staten; Mark vertelt: *Pterodaustro*: paleo-kunst door Mark Witton. Foto door Adri 't Hooft Photographic Services. Met dank aan University of Portsmouth; Mark vertelt: *Quetzalcoatlus*: paleo-kunst door Mark Witton. Foto's door Linda Oswald; Mark vertelt: *Sinopterus*: paleo-kunst door Mark Witton. Foto door Linda Oswald; Mark vertelt: *Tapejara*: paleo-kunst door Mark Witton. Foto door Linda Oswald.

PTEROSAURIËRS

Ze waren de eerste gewervelde dieren in de evolutie die konden vliegen... 'pterosauriërs' ofwel 'vliegende reptielen'. Deze verre verwanten van de moderne reptielen en de alom bekende dinosauriërs leefden van ruim 200 miljoen jaar tot ongeveer 65 miljoen jaar geleden. Toen ze uitstierven waren er geen afstammelingen die dit overleefden, waardoor we deze vliegende prehistorische dieren niet echt goed kunnen vergelijken met dieren van nu. Wat weten we dus eigenlijk van deze succesvolle diergroep?

Dit boek geeft antwoord op deze en vele andere vragen en is gebaseerd op de allerlaatste stand van zaken van modern wetenschappelijk onderzoek. We leggen uit wat vliegende reptielen precies zijn, wanneer en waar ze leefden en hoe ze eruit zagen. Ook komen er onderwerpen aan bod als ziektes en verwondingen, voortplanting en leefwijze. Duidelijk zal worden hoe divers pterosauriërs waren: van zeer kleine insecteneters met een spanwijdte van slechts 40 centimeter tot de grootste vliegende dieren ooit met een spanwijdte van meer dan 10 meter! De tekst is verrijkt met vele kleurenfoto's en prachtige paleo-kunst.

Dr. André J. Veldmeijer is archeoloog en paleontoloog en gespecialiseerd in de grote tand-pterosauriërs uit het Krijt.

Dr. Mark Witton is paleontoloog en gespecialiseerd in de grote tandeloze Azhdarchidae-pterosauriërs. Daarnaast is Mark een getalenteerd kunstenaar.

Ilja Nieuwland is historicus en is als redacteur verbonden aan het Digitaal Wetenschapshistorisch Centrum (DWC) van het Huygens Instituut voor Nederlandse Geschiedenis KNAW.

Sidestone Press

ISBN: 978-90-8890-064-8

Bestelnummer: SSP67280001



693135585



9 789088 900648 >