

Pterosauriërs in de media

André J. Veldmeijer

A. J. Veldmeijer, Mezquitalaan 23, 1064 NS, Amsterdam,
VeldBurg@hotmail.com, www.PalArch.nl. Gastmedewerker Natuurmuseum
Rotterdam

Naturalis, het Nationaal Natuurhistorisch Museum te Leiden en Teylers Museum te Haarlem zijn al sinds jaar en dag in het bezit van pterosauriërs. Pterosauriërs zijn een uitgestorven diergroep die kon vliegen (voor een korte introductie zie Veldmeijer, 1995 of www.PalArch.nl; voor een uitgebreide introductie zie Wellnhofer, 1991a: 40-57). Ze leefden ten tijde van de dinosauriërs. Met hen deelden ze, volgens Kevin Padian, één van de weinige pterosauriër specialisten ter wereld, een gemeenschappelijke voorouder. De kleine fossielen, afkomstig uit Solnhofen in Duitsland, stammen uit de Jura. Maar sinds enkele jaren heeft Naturalis ook het skelet van een grote pterosauriër, afkomstig uit het Krijt. Het bijna complete skelet uit Brazilië heeft een spanwijdte van zo'n 6 meter.

Ook musea in Duitsland, onder andere in München, Karlsruhe en Stuttgart, hebben veel materiaal van pterosauriërs dat hoofdzakelijk afkomstig is uit het Krijt van Brazilië. Aanvankelijk bleef de belangstelling, zowel wetenschappelijk als van het grote publiek, achter bij die voor andere uitgestorven diergroepen zoals dinosauriërs. Maar de grote hoeveelheid populaire films, documentaires, en semi-wetenschappelijke literatuur heeft tot een ware dinosauriër hype geleid waar ook pterosauriërs een graantje van meepikken. De vraag rijst echter of het beeld dat men van deze dieren heeft door alle media aandacht ook correct is? Aan de hand van BBC's 'Op stap met dinosauriërs', Spielbergs' 'Jurassic Park III' en verschillende boeken wordt dit onder de loep genomen. Verwijzingen zijn niet uitputtend en moeten beschouwd worden als illustratief. Alleen verwijzingen naar Haines zijn voorzien van paginanummer.

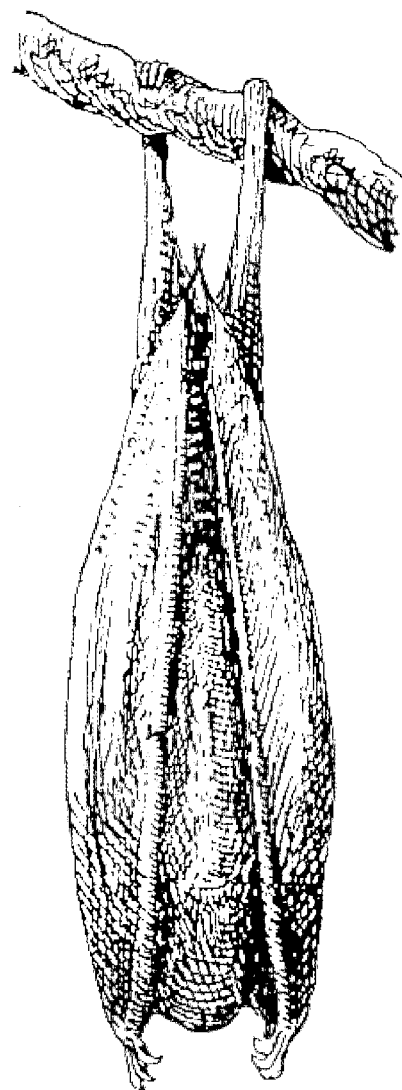
Eén afbeelding zegt meer dan 1000 woorden ...

Sinds de eerste vondsten van pterosauriërs, meer dan 200 jaar geleden, hebben verscheidene wetenschappers en artiesten geprobeerd dit dier op papier een 'gezicht' te geven. Hetzij gebaseerd op kennis van het skelet, hetzij vanuit een meer artistiek oogpunt en vaak door een combinatie van beiden. Zo ontstaat al snel de eerste vergelijking met vleermuizen in wetenschappelijke literatuur in het prille begin van de pterosauriër paleontologie (Afb. 1). Het grote publiek neemt dit 'vleermuisbeeld' snel over. Dit beeld blijft lang hangen. Een afbeelding die voldoet aan een bekend en herkenbaar beeld krijgt de voor-

keur boven een afbeelding die minder herkenbaar is ook al is deze wetenschappelijk misschien correcter (Veldmeijer, 2000). Sterker nog, een illustratie blijkt ook de wetenschappelijke perceptie sterk te beïnvloeden (Padian, 1987). Illustraties hebben dus een grote kracht. Nog steeds zien vele mensen, in tegenstelling tot wetenschappers, pterosauriërs als uitgestorven vleermuizen.

Het bovenstaande is een voorbeeld van de invloed van reconstructies. In de wetenschappelijke wereld is de vleermuisidentificatie nagenoeg verdwenen mede doordat de kennis van pterosauriërs de laatste tientallen jaren enorm is toegenomen. Door de ontdekking van belangrijke pterosauriër groeven in Brazilië nam de wetenschappelijke interesse en daarmee de hoeveelheid publicaties vanaf ongeveer 1975 enorm toe.

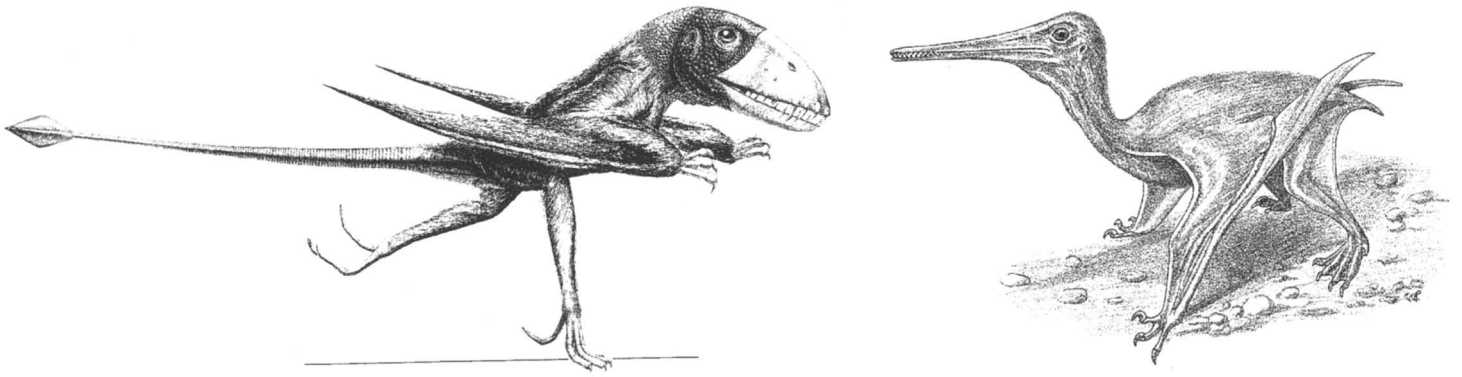
De interesse van het grote publiek in prehistorische dieren werd met name gewekt door films en documentaires. Vele wetenschappers en journalisten reageerden hierop door het uitbrengen van (semi-)wetenschappelijke literatuur, vaak geïllustreerd met prachtige afbeeldingen (bijvoorbeeld Colagrande & Felder, 2001; Czerkas & Czerkas, 1993; Haines, 2000; Wellnhofer, 1991a). Gezien de invloed van illustraties en de populariteit is het goed eens te kijken hoe het zit met de betrouwbaarheid en nauwkeurigheid van de reconstructies in deze populaire producties en boeken. Hierbij wordt niet gelet op 'artistieke vrijheden'. Er wordt volstaan met algemene opmerkingen ten aanzien van enkele van deze vrijheden, zodat dit niet iedere keer vermeld hoeft te worden.



Afb. 1. De reconstructie die Abel in 1925 publiceerde (uit Wellnhofer, 1991a: 157).

Reconstructies

De kleur van prehistorische dieren is niet bekend omdat kleur niet bewaard blijft. Kleurpatronen zijn in sommige, zeer zeldzame gevallen, wél zichtbaar (Martill & Frey, 1995). Het geluid dat de dieren produceerden is evenmin te achterhalen en elk besluit hieromtrent is gemaakt op aannames die zijn gestoeld op een vergelijk met de huidige fauna. Maar in sommige gevallen kan ook de schedelvorm een indicatie geven van het geluid, denk bijvoorbeeld aan de suggesties die zijn gedaan voor de kammen van hadrosauriërs (Norman, 1985). Het gedrag kan evenmin empirisch worden vastgesteld en ook hier moet men zich behelpen met beredeneerde reconstructie. De vorm van hersenen, te verkrijgen door een afgietsel van de hersenholte van de schedel te maken, kan echter wel bepaalde zaken onthullen. Zo lijken de hersenen van pterosauriërs erg op die van vogels. Op zich is niets mis met een 'educated guess', in tegendeel



Afb. 2. Op twee of op vier ledematen gelopen. Impressie aan de hand van *Dimorphodon* en *Anhanguera* (met dank aan K. Ramos/K. Padian en P. Wellnhofer respectievelijk).

zelfs. Maar er moet wel de uiterste voorzichtigheid betracht worden. Niet koste wat het kost de 'leemten met behulp van beredeneerde gissingen aan te vullen' (Haines, 2000: 11). Het gedrag van bijvoorbeeld *Anurognathus*, die het grootste deel van zijn leven op de rug van *Diplodocus* zou hebben doorgebracht (*ibidem*: o.a. 78-79), is dan ook speculatief, maar zeer zeker niet onmogelijk.

Het is van belang om enkele dingen aan te stippen waarover nog hevig wordt gedebatteerd binnen de pterosauriër paleontologie. Eén onderwerp is de reconstructie van de vlieghuid. Het is niet bekend hoe deze eruit heeft gezien bij *Ornithocheirus* (over deze benaming later meer) en dus bijvoorbeeld ook niet of de vlieghuid aan de enkels vast zat en of het staartje vrij was of niet. De beste afdrucken van vlieghuid zijn gevonden bij pterosauriërs uit de Jura (Frey & Tischlinger, 2000). Deze worden vaak als uitgangspunt genomen om de vlieghuid van de pterosauriërs uit het Krijt te reconstrueren. Het is echter onwaarschijnlijk dat de vlieghuid bij alle dieren hetzelfde is geweest. Hoe de verschillen en overeenkomsten echter precies waren verdeeld, bijvoorbeeld per familie, genus of soort, is op dit moment onbekend (Veldmeijer, 2000; *in press*). De vorm van de vlieghuid is van invloed op het vliegvermogen en de behendigheid op de grond.

Een ander controversieel onderwerp is de manier waarop de dieren zich op land hebben voortbewogen (Afb. 2). Zoals zo vaak binnen de (pterosauriër) paleontologie, is ook dit een onderwerp dat vanaf het begin voor verhitte discussies heeft gezorgd. Het onderwerp lijkt beslecht te zijn in het voordeel van de mensen die een viervoetige leefwijze voor ogen staan (Wellnhofer, 1988, 1991a, 1991b; Elvidge & Unwin, 2001). Toch zijn er ook paleontologen die een voortbeweging op de achterste ledematen be-

argumenteren (Bennett, 1990; Padian, 2001).

BBC's Op stap met dinosauriërs Termen en uitspraken

Een goede, nauwkeurige formulering voorkomt onduidelijkheden, verwarring en fouten. Zo wordt in de inleiding van het pterosauriërs-hoofdstuk (Haines, 2000: 155) gesproken over 'langstaart-dinosauriërs'. Pterosauriërs en dinosauriërs zijn verschillende diergroepen, die beiden afstammen van een primitieve archosauriër. Dinosauriërs en pterosauriërs waren ook tijdgenoten. Dinosauriërs verschillen van andere archosauriërs doordat hun poten recht onder het lichaam staan. Dit zorgt voor een aantal karakteristieke veranderingen aan de heup, knieën en enkels (Norman, 1985). Pterosauriërs daarentegen hebben hun poten schuin naar buiten staan. De gewrichtskom (acetabulum) is dan ook schuin naar boven en een beetje naar achteren gericht.

De eerste *Archaeopteryx* werd niet in 1861 gevonden (Haines, 2000: 188). Alhoewel het misschien begrijpelijk is dit exemplaar als de eerste *Archaeopteryx* te vermelden, was het exemplaar in het Teylers Museum te Haarlem reeds in 1855 gevonden. Het fossiel werd echter pas herkend als *Archaeopteryx* in 1970 door Ostrom (zie ook Shipman, 1998).

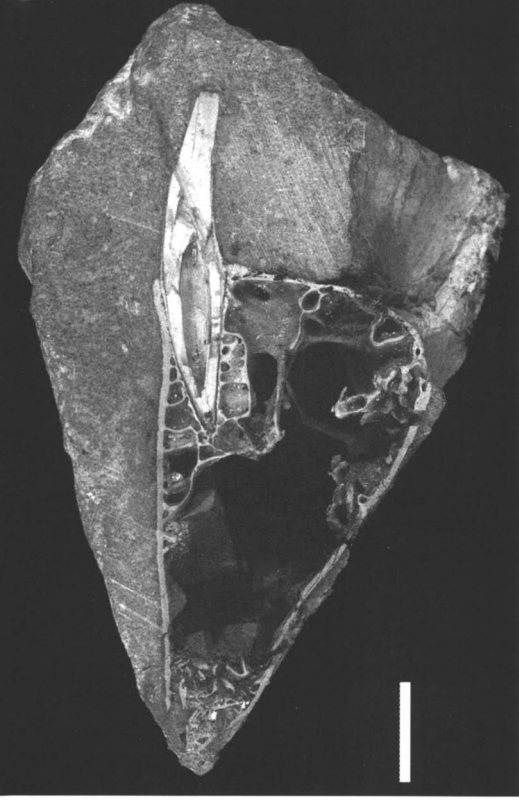
Haines (2000: 157) refereert aan pterosauriërs als 'zeedieren' wat, volgens het Koenen handwoordenboek der Nederlandse taal (Koenen & Drewes, 1981: 1636) betekent: 'dier dat in zee leeft'. Volgens het veel jongere Van Dale woordenboek (www.vandale.nl) bestaat het woord niet. Of het wel of niet bestaat is niet zo belangrijk, maar de term 'zeedier' wekt de indruk dat het zou gaan om een in zee levend wezen. Dit leidt tot grote verwarring en is onjuist. Bedoeld is hier, dat het gaat om pterosauriërs die 'van de zee leven', dus viseters zijn (piscivoor)

(Afb. 3). Ook het alternatief 'mariene' (*ibidem*: o.a. 158) wekt bij veel mensen de suggestie dat het zou gaan om dieren die in zee leven (ondanks het feit dat met 'mariene' ook dieren die '[...] bij de zee voorkomend of daarvoor gevormd' (www.vandale.nl) kan worden bedoeld).

Een onhandige opmerking is 'zelfs in de 19^{de} eeuw beseften wetenschappers dat pterosauriërs heel anders geweest moeten zijn dan dinosauriërs' (Haines, 2000: 192). Dit roept een superioriteitsgevoel van de huidige wetenschap op ten opzichte van de wetenschap van voorbije eeuwen. Het feit dat bepaalde dingen minder bekend waren, is geen aanleiding om de vroegere wetenschap als minder com-



Afb. 3. Vele ons bekende pterosauriërs waren viseters. De staart van een vis (mogelijk *Leptolepides*) in de maaginhoud van deze *Rhamphorhynchus intermedius*, links van de pijl, is nog goed zichtbaar (Met dank aan het Jura-Museum, Eichstätt, foto door A.J. Veldmeijer). Ter indicatie van de grootte: het bovenbeen is ongeveer 20 mm lang.



Afb. 4. Het tandendragende deel van de kaken van deze *Coloborhynchus* is extra versterkt door meer dwarsverbindingen met minder holtes (Met dank aan Naturalis, NNM, Leiden, foto door A. 't Hooft). Maatbalk is 10 mm.

petent te beschouwen. En zwart-wit voorbeeld kan dit illustreren. Als er nooit een pterosauriër gevonden zou zijn vóór 1980, maakt dit dan de wetenschappers die daarvoor werkzaam waren minder competent?

De bek van een pterosauriër wordt 'snavel' genoemd (Haines, 2000: o.a. 159). De constructie van een vogelschedel lijkt maar weinig op die van de schedel van een pterosauriër. Eén van de verschillen is de constructie van het voorste deel van de kop; de snuit. De snavel van een vogel is licht gebouwd en bedekt met een hoornige plaat (rhamphoteticum) die bestaat uit keratine. In zijn algemeenheid is de snavel hard en onbuigzaam en tot op het uiterste aangepast (Feduccia, 1996). Een universeel kenmerk van vogels is de mogelijkheid de hersenholte onafhankelijk te kunnen bewegen van de bovenkaak. Dit verschilt van pterosauriërs. Het voorste gedeelte van de pterosauriër schedel, bestaat uit bot dat relatief dik is in vergelijking met de rest van de schedel en veelal extra versterkt in de tanddragende delen (Veldmeijer, *in press*) (Afb. 4).

Bij sommige soorten is de voorkant van de onder- en bovenkaak bedekt geweest met hoornige platen zoals gesuggereerd voor *Tapejara* (Wellnhofer & Kellner, 1991) en aangetoond voor *Rhamphorhynchus*

(Wellnhofer, 1991a) en, recentelijk, *Pterodactylus* (Frey & Tischlinger, 2000). Maar dit is niet aangetoond voor *Ornithocheirus*-achtige pterosauriërs en zelfs onwaarschijnlijk omdat de punt van de schedel stomp is, vanwaar bij sommige soorten tanden uitsteken (Fastnacht, 2001; Lee, 1994; Owen, 1874; Veldmeijer, 1998, *in press*). Daarnaast zijn de kaken van deze pterosauriërs voorzien van tanden, hoewel dit een hoornige plaat niet uitsluit, zoals de vondst van een *Pterodactylus* (Frey & Tischlinger, 2000) bewijst. Ook kan de bovenkaak niet onafhankelijk van de hersenholte bewegen. Het zou dan ook correcter zijn om van 'snuit' te spreken in plaats van 'snavel'.

De term 'schilden' (van de vogelvoorouder) die zouden zijn geëvolueerd tot 'veren' (Haines, 2000: 189) roept een hele sterke associatie op met het schild van een schildpad of de vleugelbedeksels van een kever. Het betreft hier echter dinosauriër schubben en dinosauriërs waren reptielen. Het is in dit verband minder verwarrend te spreken van 'schubben' (volgens www.vandale.nl: 'elk van een aantal betrekkelijk kleine, aan één zijde vastzittende en min of meer uitstekende plaatjes die een oppervlak bedekken' en 'elk van de dunne plaatjes waarmee de huid van vissen en sommige kruipende dieren, de poten van vogels, de vleugels van vlinders bedekt zijn').

Haines (2000: 157) vermeldt dat delicate fossielen 'bijna altijd rond meren en zeeën gevonden' worden 'in plaats van op hoogvlakten, die onderhevig waren aan erosie'. Hier is ongetwijfeld bedoeld dat de kans op fossilisatie in water groter is, omdat de fragiele botten in niet-waterrijke omgeving sneller eroderen. Het water moet dan niet al te wild zijn, want het skelet moet niet wegspoelen en er moet sedimentatie kunnen optreden. Het gevaar van erosie is toch al veel groter voor de fragiele pterosauriër botten, in vergelijking met het massievere skelet van dinosauriërs. Het gevaar van vraat, zowel in water als op het land wordt buiten beschouwing gelaten. Erosie in vroegere waterrijke gebieden speelt later wel een rol, vele miljoenen jaren later als de fossielen worden blootgesteld aan weer en wind.

De bewering dat veren een sleutel tot vliegen zijn (Haines, 2000: 190) gaat wél op voor vogels, maar niet voor pterosauriërs en vleermuizen. Daardoor kan gesteld worden dat veren geen voorwaarde zijn om te kun-

nen vliegen, in tegenstelling tot Haines' bewering.

Inhoud

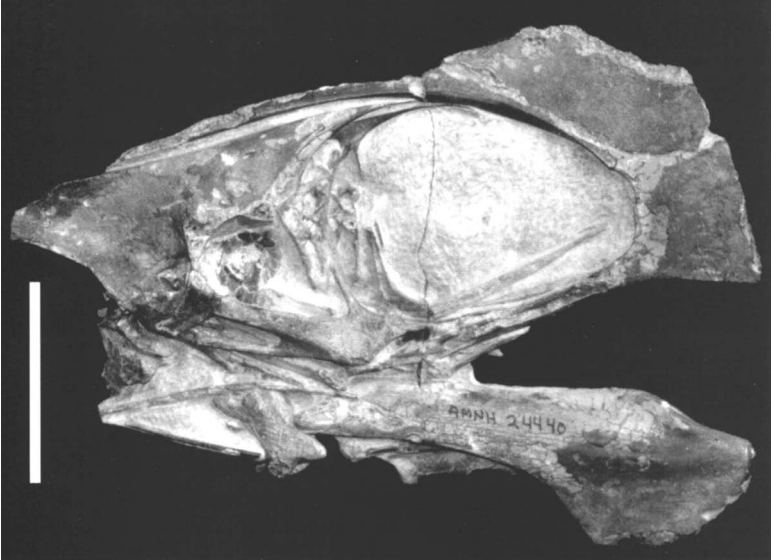
Voedsel

Op de eerste pagina wordt door Haines (2000: 5) gezegd dat 'de pterosauriërs' dinosauriërs als voederplatform gebruikten. De gebruikte analogie is die van huidige insectenetende vogels die grote herbivoren als voederplatform gebruiken. Het is natuurlijk niet zo dat alle pterosauriërs dit deden, maar alleen 'sommige pterosauriër-soorten'. Door deze veralgemenisering bestaat het gevaar, zoals het vleermuis-voorbeeld in de inleiding illustreert, dat dit relatief bekende beeld wordt geprojecteerd op 'de pterosauriërs'. Dit terwijl de meeste soorten door paleontologen als viseters worden geïnterpreteerd (wat trouwens ook neigt naar veralgemenisering). Het dieet van *Tapejara* (Afb. 5) was, volgens Haines (2000: 158), vis. Wellnhofer & Kellner (1991: 102) hebben echter een fructivore leefwijze voorgesteld op basis van de vorm van de snuit. Deze heeft, in tegenstelling tot de snuit van Ornithocheirid-achtige pterosauriërs qua vorm veel weg van een snavel. Dit doet inderdaad een ander dieet waarschijnlijk lijken. De enorme kam lijkt het actief vangen van vis, op een manier zoals voorgesteld voor Ornithocheirid-achtige pterosauriërs, flink te bemoeilijken. Het eten van aas, zoals door Haines (*ibidem*: 162) voorgesteld, lijkt een goede optie.

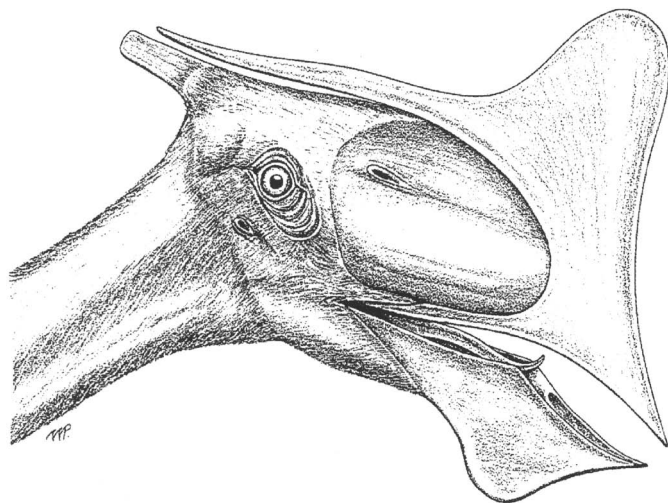
De opmerkingen door Haines (2000: 163) dat deze pterosauriërs 'meestal doelloze omzwervingen' maken en '*Ornithocheirus* zwerft meestal willekeurig over de planeet' zijn nogal vreemd. Het is namelijk een verspilling van energie om doelloos en willekeurig rond te zwerven; de dieren hadden wel wat beters te doen. Tegenwoordig besteden de meeste dieren hun tijd aan het vinden van voedsel, het verzorgen van zichzelf en het onderhouden van banden met andere dieren van de groep. Dit laatste gaat hier niet op, omdat ervan uitgegaan wordt dat de dieren solitair levend zijn geweest (hoewel dit een speculatie is).

Bouw

Volgens Haines (2000: 161) zijn de botten 'flinterdunne buizen ontworpen voor maximale sterkte en minimaal gewicht'. Inderdaad zijn de botten hol en zijn de wanden flinterdun, maar dit op zichzelf is geen sterke constructie. In tegendeel, de botten zouden juist snel verbrijzelen door de



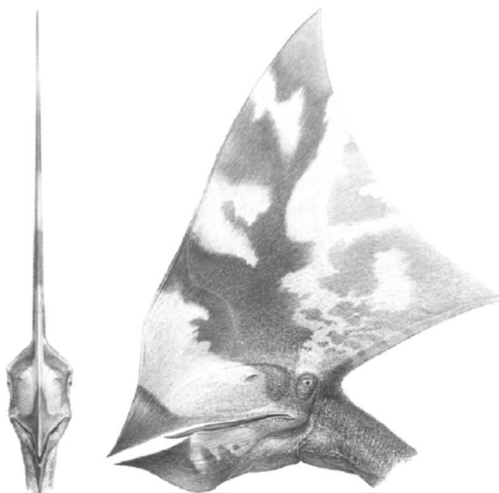
Afb. 5a. Schedel van *Tapejara wellnhoferi* (met dank aan het American Museum of Natural History, New York, foto door A.J. Veldmeijer). Maatbalk is 10 mm.



Afb. 5b. Een 'oude' reconstructie van *T. wellnhoferi* (met dank aan P. Wellnhofer).



Afb. 5c. De reconstructie van *Tapejara* zoals recentelijk voorgesteld (met dank aan E. Frey).



Afb. 5d. De reconstructie van *Tapejara imperator* (met dank aan J. Sibbick).

grote kracht van het op en neer halen van de vleugels. Het zijn daarentegen de verbindingen binnenin het bot die zorgen voor een optimale sterkte in combinatie met een zo licht mogelijk skelet (Afb. 6).

Een ernstige fout wordt gemaakt door te zeggen (Haines, 2000: 157) dat er

een pterosauriër-soort is die de kammen op zijn snavel gebruikte om het voedsel te zeven, 'precies zoals moderne flamingo's'. Flamingo's hebben geen kammen op hun snavel en de pterosauriërs waarnaar verwezen wordt hadden dat evenmin. Deze *Pterodaustro* (Afb. 7) had naar boven gebogen kaken die waren voorzien

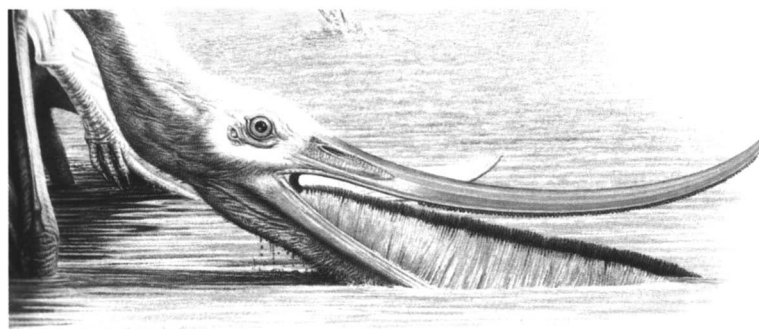
van honderden lange, ogenschijnlijk flexibele tanden (Chiappe et al., 2000). Hiermee zeefde hij voedsel uit het water, zo is geopperd, op een vergelijkbare manier als de flamingo.

De kleinere kammen van de vrouwelijke dieren (Haines, 2000: 196) is een controversieel punt (Afb. 8). Om zeker te zijn of een bepaalde schedel mannelijk of vrouwelijk is, moeten er skeletdelen van het lichaam zijn die dat kunnen bewijzen. Voor zover nu bekend, kan alleen het bekken dit bewijzen. Vrouwtjes reproduceren en het bekken is daarom open en bij mannetjes gesloten. Het probleem is dat er maar enkele complete bekkens gevonden zijn, geassocieerd met elementen van de schedel. Daarnaast is de systematische indeling, die ook de vorm en plaats van de kam in ogenschouw neemt, onduidelijk. Sommige dieren zonder kam worden door paleontologen gezien als de vrouwtjes van de soorten met kam (Bennett, 1994). Anderen rekenen hen juist tot verschillende diersoorten (Wellnhofer, 1985, 1991a).

De grote Krijt-pterosauriërs hadden geen sterke poten. Uit studie (Veldmeijer, *in press*) blijkt dat de dia-



Afb. 6. De holle botten zijn verstevigd door middel van dwarsverbindingen, zoals te zien is bij deze humerus van *Santanadactylus* (met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München, foto door A.J. Veldmeijer). Maatbalk is 10 mm.



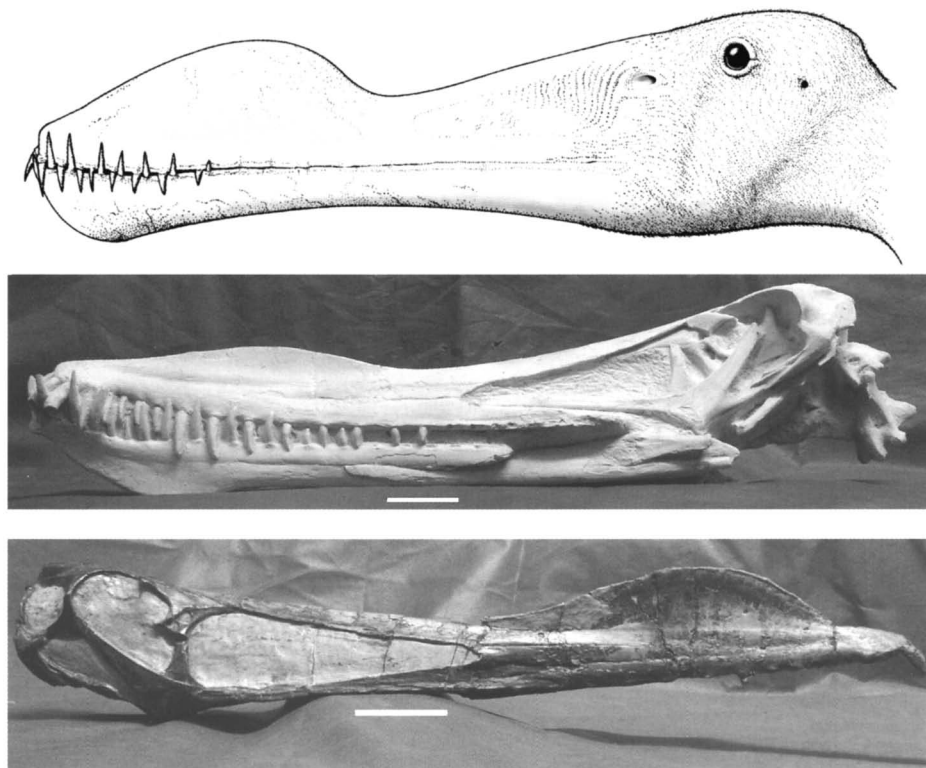
Afb. 7. Reconstructie van *Pterodaustro* (met dank aan J. Sibbick).

meter van de schacht van de bovenarm (humerus) van de Leidse *Coloborhynchus* gemiddeld 36 mm is, de lengte is 290 mm. De ellepijp (ulna), het sterkst ontwikkelde bot van het spaakbeen/ellepijp (radius/ulna) complex, heeft een diameter van gemiddeld 29 mm bij een lengte van 401 mm. Het bovenbeen (femur) daarentegen heeft een diameter van gemiddeld 16 mm en een lengte van 285 mm. Het scheenbeen (tibia) is zelfs dunner, 10 mm gemiddeld, maar is met 355 mm langer dan het bovenbeen. De grote voorste ledematen waren voorzien van grote krachtige vliegspieren. Dit spierstelsel is groter en krachtiger geweest dan het spierstelsel van de achterste ledematen. Dit kan worden afgelezen aan de littekens op het bot waar de spieren aangehecht waren. Bij op zijn minst enkele kleinere pterosauriër soorten, waaronder het genus *Pterodactylus*, is er nauwelijks verschil tussen de voorste- en achterste ledematen.

Ten opzichte van lichaamsbedekking zegt Haines (2000: 189): 'De bewijzen voor gevederde dinosauriërs echter zijn nu even sterk als die voor behaarde pterosauriërs en de meeste deskundigen hebben die laatste geaccepteerd'. De bewijzen voor haar zijn eigenlijk niet zo sterk. Tenminste, men is er wel over uit dat er een haarachtige huidbedekking is geweest bij sommige pterosauriërs, maar het is nog niet bekend waar precies op het lichaam (Frey & Martill, 1998; Kellner, 1996; Unwin & Bakhurina, 1994). Ook hoe dit er precies uitzag (lang, kort, dichte inplant of juist niet etc.) weet men niet. De suggestie die door Haines opmerking wordt gewekt is dat de bewijzen even sterk zijn. Een vergelijking tussen deze verschillende diergroepen, is op zich al gevaarlijk maar daarnaast moet je immers eerst vaststellen dat iets zo is of niet.

Vliegen

Ornithocheirus kan volgens Haines (2000: 154) 'soms wel 50 kilometer [...] afleggen met één enkele wiekslag' en verderop (*ibidem*: 164) wordt gezegd dat dit kan zonder wiekslag. Alles wijst erop dat de grote pterosauriërs een voorkeur hadden voor zweven en hier ook goed in waren (Wilkinson & Ellington, 2001), maar er zijn aanwijzingen dat dit niet voor alle grote pterosauriërs gold (Frey *et al.*, 2001). Er is nog steeds een discussie gaande of de grote pterosauriërs wél of niet actief hebben gevlogen. Ook liggen de berekeningen nogal uiteen. Bijvoorbeeld, de reconstructie van het



Afb. 8. Sommige pterosauriërs hadden grote kammen op hun kop. Het is echter nog niet duidelijk of de aanwezigheid, grootte en/of vorm te maken heeft met seksuele dimorfisme. Afb. 8a. Reconstructie van de Leidse *Coloborhynchus spielbergi*. De schedel heeft een lengte van zo'n 700 millimeter (met dank aan A.M. Hense). Afb. 8b. Afgietsel van de schedel en onderkaak van *Coloborhynchus piscator* (foto door E. Enderburg). Afb. 8c. Schedel van *Anhanguera blittersdorffi* (foto door E. Enderburg/A.J. Veldmeijer).

lichaamsgewicht varieert van 17 kilo (Gardiner *et al.*, 1989) tot 12,8-23,8 kilo bij Bramwell & Whitfield (Wellnhofer, 1991a) voor *Pteranodon* met een vleugelspanwijdte van ongeveer 7 meter. *Anhanguera*, met een vleugelspanwijdte van zo'n 4,5 meter is berekend op 9 kilo (Wilkinson & Ellington, 2001). En 86 tot over 100 kilo voor *Quetzalcoatlus* met een spanwijdte van zo'n 12 meter (Wellnhofer, 1991a). Haines (2000: 164) suggereert een gewicht vergelijkbaar met een mens voor Ornithocheirid-achtige pterosauriërs, maar gaat hierbij uit van afmetingen zoals die berekend voor *Quetzalcoatlus*.

Naar mijn mening roept het noemen van dit soort vliegprestaties een verkeerd beeld op van de wetenschap paleontologie. Het toeschrijven van prestaties zoals deze is niet correct. Opmerkingen zoals deze zouden een meer indicatieve lading moeten hebben. Getalsvormige 'wetenswaardigheden' zoals de hier genoemde, blijven snel hangen en zijn moeilijk weer weg te nemen. Hoewel het gaat om een relatief onschuldige onvoorzichtigheid, zou men het beter kunnen laten bij de opmerking dat bepaalde pterosauriërs (de Ornithocheiridae) grote afstanden zwevend konden afleggen.

De afmetingen zoals door Haines (2000: o.a. 158) voor Ornithocheirid-achtige pterosauriërs gehanteerd, een vleugelspanwijdte van 12 meter, lichaamslengte van 3,5 meter en een kop van 1,5 meter, zijn nogal overschat. Er zijn verschillende soorten Ornithocheirid-achtige pterosauriërs die verschillend qua grootte waren. Er is echter geen Ornithocheirid-achtige pterosauriër bekend met dergelijke afmetingen. Kellner & Tomida (2000) maken melding van de grootste *Coloborhynchus* tot dan toe gevonden en deze onvolwassen pterosauriër heeft een spanwijdte van ongeveer 5 meter. Het volwassen dier in Naturalis, Leiden heeft een spanwijdte van ongeveer 6 meter (Veldmeijer, *in press*) en een ander, in grote mate compleet skelet, in het American Museum of Natural History in New York wordt gereconstrueerd op 4,15 meter (Wellnhofer, 1991b). Ook andere Ornithocheirid-achtigen hadden dit soort afmetingen (Unwin & Bakhurina, 2000; Wellnhofer, 1991a). Op dit moment zijn de enige pterosauriërs met een vleugelspanwijdte van 12 meter te vinden bij de Azhdarchids, waaronder *Quetzalcoatlus northropi* (Lawson, 1975) en *Arambourgiania philadelphiae* (Frey & Martill, 1996). De lengte van het lichaam van een Ornithocheirid-achtige, de Leidse *Coloborhynchus* met een spanwijdte van zo'n 6 meter,

ligt zo rond de anderhalve meter (Veldmeijer, *in press*). Waarschijnlijk is Haines uitgegaan van de grotere *Quetzalcoatlus*. De schedel van Ornithocheirid-achtigen variëren van 475 millimeter voor *Anhanguera santanae* (Wellnhofer, 1991b) tot 712 millimeter voor *Coloborhynchus spielbergi* (Veldmeijer, *in press*). De enige schedels die in de buurt komen qua afmeting zijn, alweer, *Quetzalcoatlus* (Kellner & Langston, 1996) en *Pteranodon* (Wellnhofer, 1978).

Het is niet duidelijk waarom *Tapejara* wordt gezien als langzame (Haines, 2000: 158), trage (*ibidem*: 162) vlieger. Het dier is aanzienlijk kleiner dan de genoemde Ornithocheirid-achtigen en zou juist goed in staat kunnen zijn actief te vliegen. Er zijn verschillende soorten *Tapejara* (zie Afb. 5). De kleinste variant (*Tapejara wellnhoferi*) had een vleugelspanwijdte van zo'n 1,35 - 1,5 meter (Wellnhofer & Kellner, 1991) met een schedel van een geschatte 220 millimeter. De grotere *Tapejara imperator* had een geschatte vleugelspanwijdte van zo'n 3 meter (Campos & Kellner, 1997). Dus ook voor deze pterosauriërs zijn de afmetingen beschreven door Haines (*ibidem*) aan de hoge kant. Overigens, de lengte van de schedel is de lengte van het begin van de kop tot en met de achterkant van de kop. De kam van *Tapejara*, gesitueerd bovenop de voorkant van de snuit, steekt omhoog en verlengt dus niet de schedel (*ibidem*).

Er zullen ongetwijfeld insecten op de vlieghuid aanwezig zijn geweest (Haines, 2000: 178). Dit waren er waarschijnlijk niet veel, aangezien het voor een vliegend dier van het allergrootste belang is de huid, vacht of veren in goede conditie te houden. Denk maar aan de zorg die vogels aan hun verenkleed besteden.

Voortbeweging op land

Volgens Haines (2000: 157) is het bijzonder dat de dieren aan de grond konden blijven. Hierbij dringt zich direct een beeld op van een pterosauriër die zich vastklampt of ergens beschutting zoekt. Dit is natuurlijk mogelijk, met name het laatste. Maar het beeld dat de dieren in moeilijkheden verkeren bij winderig weer lijkt overdreven. Pterosauriërs konden hun vleugels dicht tegen het lichaam opvouwen, waardoor de wind weinig grip op de vleugels had. Daarnaast konden ze indien noodzakelijk op vier ledematen leunen, als ze dat al niet deden (zie hierboven).

Systematiek

De fragmentarische vondsten waar Haines (2000: 158) het over heeft suggereren dat er alleen maar brokjes zijn gevonden. Het materiaal dat in Engeland is gevonden bestaat inderdaad hoofdzakelijk uit kleine stukjes, wat voor een veelvoud van namen en onduidelijke diagnoses heeft gezorgd. Uit Brazilië zijn echter vele skeletten bekend die meer dan 50% compleet zijn (Kellner & Tomida, 2000; Veldmeijer, *in press*). In dit laatste verband is het moeilijk nog over fragmentarisch te spreken.

De keuze om het leven van *Ornithocheirus* te kiezen is een ongelukkige, juist vanwege de problemen in systematiek. De familie (Ornithocheiridae) en genus (*Ornithocheirus*) is jarenlang gebruikt voor het onderbrengen van de hierboven genoemde brokstukken uit Engeland. Deze hebben vaak geen onduidelijke diagnostische kenmerken (meer) (zie ook Bakhurina & Unwin, 1995; Unwin, 2001, Unwin & Bakhurina, 2000). Daarnaast zijn er geen gedetailleerde diagnoses opgesteld (zie ook Kellner & Tomida, 2000 voor deze problemen). Hoewel men zich bezig gehouden heeft met een evaluatie van dit materiaal (Unwin, 2001), is dit erg omstreden en zeker niet algemeen geaccepteerd. Verder hebben Campos & Kellner (1985) de gekamde pterosauriërs die in Brazilië gevonden zijn ondergebracht in de familie Anhangueridae. Ook deze familie is niet duidelijk omschreven in de betreffende publicatie, hoewel volgende publicaties additionele diagnostische opmerkingen bevatten (Kellner & Tomida, 2000). De familie Anhangueridae wordt door anderen



Afb. 9. *Pterodactylus kochi* leefde in de Jura (144-213 mln jaar geleden) en de grote Ornithocheirid-achtige pterosauriërs die in BBC's 'Op stap met dinosauriërs' een hoofdrol spelen leefden in het Krijt (144-65 mln jaar geleden). (Met dank aan de Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München, foto door E. Enderburg/A.J. Veldmeijer). Maatbalk is 10 mm.

echter verworpen; zij beschouwen de Anhanguerids als Ornithocheirids (Fastnacht, 2001).

Hoewel er sterke indicaties zijn dat er een relatie bestaat tussen de 'Engelse' en 'Braziliaanse' pterosauriërs (*ibidem*) betekent dit niet automatisch dat ze de gehele wereld als hun leefomgeving hadden (Haines, 2000: 163). Bedoeld wordt waarschijnlijk dat ze over de gehele wereld voorkwamen (*ibidem*: 161). Het betekent ook niet automatisch dat ze naar de andere kant van de wereld vlogen om te paren. Met andere woorden, eerst moet



Afb. 10. *Quetzalcoatlus* was, in tegenstelling tot wat BBC beweerd, een tandloze pterosauriër (met dank aan J. Sibbick).

maar eens goed duidelijk worden hoe de systematische indeling in elkaar zit. Het zou dan ook tot minder controversiële uitspraken hebben geleid als men bijvoorbeeld *Pteranodon* als voorbeeld zou hebben gekozen, omdat zijn systematische status algemeen geaccepteerd wordt.

Tijd

Aan het begin van het Krijt vervingen de 'kortstaartpterosauriërs' de 'langstaartpterosauriërs' (Haines, 2000: 164). Dit is het onderschrift van een foto van *Pterodactylus kochi* (Afb. 9). Deze meest voorkomende *Pterodactylus*-soort leefde in de Jura en niet in het Krijt (Broili, 1938; Wellnhofer, 1991a).

BBC's website Walking with dinosaurs

Als eerste opmerking moet gemaakt worden dat niet de gehele website is bekeken. Maar de eerste bekeken file leverde direct een ernstige fout op die daarom als voorbeeld zal dienen en aantoont dat er zeer kritisch omgegaan moet worden met deze website.

Het 'factfile' van *Quetzalcoatlus* is vergezeld van enkele afbeeldingen van één van de grootste tot nu toe bekende pterosauriërs. De dieren hebben een uit grote tanden bestaand gebit terwijl *Quetzalcoatlus* (Afb. 10), en de Azhdarchids in zijn algemeenheid, tandloze pterosauriërs zijn (Frey & Tischlinger, 2000; Kellner & Langston, 1996; Langston, 1981; Wellnhofer, 1991a). Juist zijn tandloze kaken gecombineerd met zijn enorme grootte en de vindplaatsen op het land, leidde tot discussie met betrekking tot zijn dieet, variërend van aas (Bakker, 1988) tot vis (Kellner & Langston, 1996; Prieto, 1998; zie echter Martill, 1997 over de bewijsvoering aangaande *Quetzalcoatlus*).

Jurassic Park III

De films Jurassic Park I - III behoeven geen introductie. In de meest recente Jurassic Park spelen pterosauriërs ook een rol. De vliegende dieren zouden in enorme kooien gehouden worden. De pterosauriërs die meespelen zijn van het genus *Pteranodon*, een grote pterosauriër die in Noord-Amerika is gevonden (Eaton, 1910; Bennett, 1992, 1993, 1994, 2001; Wellnhofer, 1991a). Kenmerkend voor deze dieren zijn de grote kammen op het achterhoofd en de tandloze kaken.

Maar in Jurassic Park III zijn de dieren voorzien van een indrukwekkend gebit. Daarnaast zijn het zeer actieve

vliegers die bovendien actief op prooi, de onfortuinlijke paleontologen, jagen. Hoewel de volwassen dieren op alle 4 ledematen lopen, huppen de kleintjes, gelijk aan vogels, rond op de achterste ledematen (zie hierboven voor een discussie over het actief vliegen en het bewegen op land). Het is algemeen aanvaard dat het dieet van *Pteranodon* vis was.

Pterosauriërs zijn niet, zoals vogels, voorzien van een hallux (Feduccia, 1996) (Afb. 11). De hallux is de teen die tegenover de andere tenen staat, zodat de voet (lees: de tenen) zich ergens omheen kan klemmen. Pterosauriërs kunnen dus niets vastgrijpen met hun achterste ledematen. Daarnaast is het maar de vraag of de relatief kleine achterpoten sterk genoeg zouden zijn om, zoals in de film te zien is, een prooi van de grond te plukken op een manier zoals sommige roofvogels dat doen. Daarnaast leefde *Pteranodon* in het late Krijt en niet in de Jura.

Wetenschappelijke literatuur

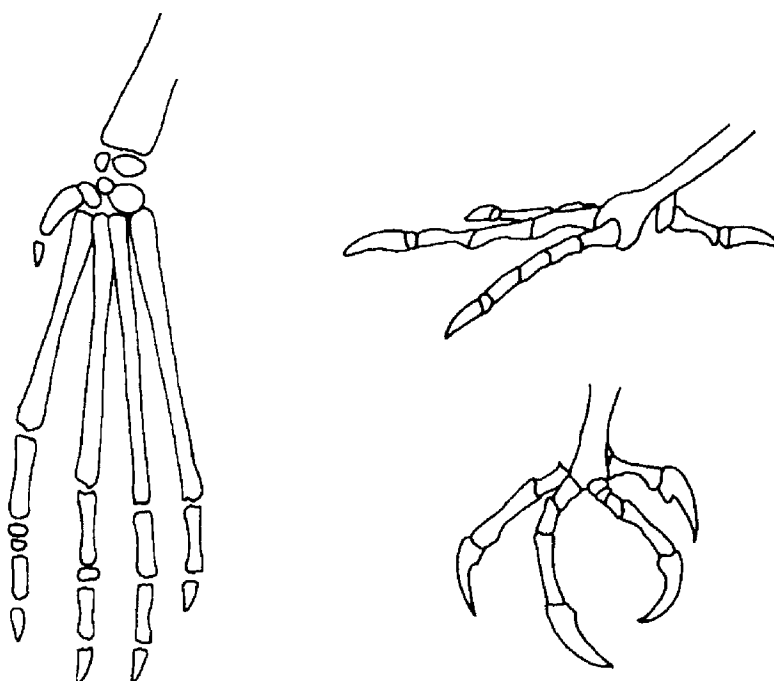
Wellnhofer (1991a) is de toonaangevende expert op het gebied van pterosauriërs. Hij heeft meer dan 35 jaar gewerkt als pterosauriër paleontoloog en heeft in 1991 een prachtig boek gepubliceerd over pterosauriërs van de gehele wereld en alle perioden. Dit standaard werk bevat een enorme hoeveelheid tekeningen, foto's en reconstructie kunstwerken. Toen het uitkwam was het goed *up to date*, hoewel dat nu wat minder is gezien de

voortgang van het wetenschappelijk onderzoek. Het boek heeft zijn informatieve waarde echter niet verloren. De reconstructies zijn echte kunstwerken en zeer natuurgetrouw, uiteraard rekening houdende met de beperkingen van kleur etc. De kunstenaar, John Sibbick, heeft meegewerkt aan vele boeken en projecten over prehistorische dieren en heeft een uitstekende reputatie in paleontologische kringen.

Toch kan er een opmerking gemaakt worden met betrekking tot de reconstructies en lijntekeningen. Zoals hierboven al vermeld, is het verschil tussen de voorste en achterste ledematen enorm. Zo groot zelfs, dat het maar de vraag is of de achterpoten sterk genoeg waren om het gewicht van het gehele lichaam te dragen (Lockley *et al.*, 1995). Geen van de reconstructies laat echter een duidelijk verschil zien tussen de ledematen.

Discussie

Natuurlijk heeft 'de wetenschap' niet de wijsheid in pacht. Daarom zijn ook de algemene opmerkingen aan het begin gemaakt om aan te geven dat op verschillende terreinen, zoals gedrag en kleur, 'de wetenschap' niet zeker is. De conclusies over dit soort onderwerpen komen vaak niet voort uit empirische waarnemingen, maar zijn meestal afkomstig uit analogie en deductie, vaak met dieren van tegenwoordig. Empirisme, de vaststelling gestoeld op eigen waarneming, speelt



Afb. 11. Pterosauriërs (links) hebben geen hallux, in tegenstelling tot vogels (rechts) (links bewerkt naar Wellnhofer, 1991; rechts bewerkt naar Feduccia, 1996; tekening door E. Endenburg/A.J. Veldmeijer). Niet op schaal.

een belangrijke rol in de wetenschap. Wetenschap is onderhevig aan verschillende interpretaties, onder andere doordat verschillende wetenschappers de problemen vanuit verschillende invalshoeken benaderen. Het is juist daarom van het grootste belang dat gegevens door andere wetenschappers geobserveerd en gecontroleerd kunnen worden. Zo kan er discussie plaatsvinden en kunnen nieuwe vraagstellingen en hypothesen ontstaan.

Kunnen de hierboven gepresenteerde punten in dit licht verklaard worden? Met andere woorden, is er hier sprake van andere invalshoeken? Helaas, in de meeste gevallen niet. Zo kan het worden waargenomen aan de fossielen dat *Quetzalcoatlus* en *Pteranodon* tandloos waren. En ook kunnen de afmetingen worden vastgesteld; er zijn veel completere exemplaren bekend van Ornithocheirid-achtige pterosauriërs dan de exemplaren die in Engeland zijn gevonden. De opmerkingen die hierover gemaakt zijn, zijn dan ook niet juist. Andere onderwerpen, zoals de *Anhanguera-Ornithocheirus* problematiek, is het gevolg van een andere invalshoek en dus niet onjuist. Zoals uitgelegd, zijn andere zaken de oorzaak van deze discussie zoals slechte diagnoses, niet diagnostisch materiaal en wellicht wetenschappelijke concurrentie.

Waarom deze dingen 'fout' zijn gegaan is moeilijk te beantwoorden. Er zijn vooraanstaande paleontologen geraadpleegd, dus daar zou het niet aan moeten liggen. Hebben de makers van deze programma's het allemaal nóg spectaculairder willen maken dan dat het in 'werkelijkheid' (lees: zoals door 'de wetenschap' bekend) was? Mogelijk is dit de verklaring. Immers, een bek vol tanden ziet er een stuk indrukwekkender uit dan een tandloze? En hoe groter, hoe spectaculairder (een trend die ook in 'de wetenschap' zichtbaar is, denk maar aan alle berichten over 'de grootste tot nu toe...' of 'grootste dinosauriër aller tijden...' etc.). Maar toch moet er ook iets anders zijn. Want hoeveel spectaculairder is het bijvoorbeeld om een klein Jura-pterosauriër af te beelden en te zeggen dat het een Krijt-pterosauriër is (Haines, 2000: 164). Dit lijkt veel meer op een gebrek aan interesse en/of accuratesse.

De Jurassic Park III film is een *science fiction* en zou zich nog kunnen verbergen achter de opmerking dat het 'ge-

maakte' prehistorische dieren zijn. Immers, het is begonnen met het samenvoegen van amfibie DNA en dinosauriër DNA. Het hebben van tanden zou bijvoorbeeld een mutatie kunnen zijn. Ook het samengaan van prehistorische dieren uit verschillende geologische perioden zou om deze reden verklaard kunnen worden. De serie van BBC is ernstiger, omdat de makers hier een zekere natuurgetrouwheid nastreven. Het is bedoeld als een natuurdocumentaire over prehistorische dieren; men wil een natuurgetrouwe reconstructie te maken en de kijker verwacht dit ook.

Een verklaring voor de incorrecte afbeelding in het boek van Wellnhofer (1991a) is moeilijk te geven. De auteur is, zoals gezegd, een groot expert en de kunstenaar enorm getalenteerd. Mogelijk is dat de skelet lay-out van de kleinere Jura-pterosauriërs, die voor- en achterextremititeiten van een vergelijkbaar formaat hebben, geprojecteerd zijn op de grotere Krijt-pterosauriërs.

Het is niet de bedoeling geweest dingen af te kraken. Integendeel, de besproken films, televisie documentaires en boeken zijn absoluut de moeite waard om te bekijken en/of te lezen. Ze laten tenslotte op een fantastische wijze uitgestorven dieren weer tot leven komen. Tevens getuigt het van een enorm technisch kunnen en vernuft. Daarentegen moet men wel beseffen dat niet alles waar of zeker is wat er te zien is, en soms zelfs helemaal niet waar. Kritisch zijn is dan ook erg belangrijk. Makers van boeken, films en televisie documentaires zouden zorgvuldiger met wetenschappelijke informatie om moeten gaan en dit moeten laten prevaleren boven extra spektakel. Immers, wat heeft wetenschap voor zin, als men zich hier niets van aantrekt en zelf dingen gaat schrijven die 'bejden de waarheid' zijn. Tevens is het, mijns inziens, de taak van geraadpleegde paleontologen, het werk van 'de wetenschap' die paleontologie heet te bewaken maar ook uit te dragen. In ieder geval heb ik het als mijn taak opgevat de hier besproken producties eens kritisch te bekijken en de bevindingen kenbaar te maken.

Dankwoord

Dr. J. de Vos (NNM-Naturalis/Teylers Museum) wordt bedankt voor het doorlezen van het manuscript en het geven van kritiek. Ook E. Endenburg wordt bedankt voor het doorlezen van eerdere versies van het manuscript.

Daarnaast dank ik E. Endenburg voor zijn hulp en assistentie, zowel bij tekenen, database beheer als veldwerk.

Literatuur

- Bakhurina, N.N. & D.M. Unwin, 1995. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia. – *Hist.Biol.* 10: 197-245.
- Bennett, S.C., 1990. A pterodactylid pterosaur pelvis from the Santana formation of Brazil: implications for terrestrial locomotion. – *J.Vert.Pal.* 10, 1: 80-85.
- Bakker, R.T., 1988. *The dinosaur heresies.* – London, Penguin Books.
- Bennett, S.C., 1992. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. – *J.Vert.Pal.* 12, 4: 422-434.
- Bennett, S.C., 1993. The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. – *Paleobiology* 19, 1: 92-106.
- Bennett, S.C., 1994. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). – Lawrence (Kansas), University of Kansas (Occasional papers of the Natural History Museum 169).
- Bennet, S.C., 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. – *Pal.A* 260: 1-153.
- Benton, M.J., M.A. Shishkin, D.M Unwin & E.N. Kurochkin, eds., 2000. *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia.* – Cambridge/New York/Oakleigh/Madrid/Cape Town, Cambridge University Press.
- Broili, F., 1938. Beobachtungen an *Pterodactylus*. – *Sit.Bay.Ak.Wis.*: 139-154.
- Campos, D.A. & A.W.A. Kellner, 1985. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. – *An.Ac.Bras. Ciên.* 57, 4: 453-466.
- Chiappe, L.M, A.W.A. Kellner, D. Rivarola, S. Davila & M. Fox, 2000. Cranial morphology of *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Argentina. – *Cont.Sc.* 483: 1-19.
- Colagrande, J. & L. Felder, 2001. In het spoor van de dinosaurussen. – Amsterdam, Time-Life Books B.V.
- Czerkas, S.J. & S.A. Czerkas, 1993. *De oerwereld van de dinosauriërs: de*

- fascinerende geschiedenis van de grote reptielen uit het Mesozoïcum. - Baarn, Tirion.
- Czerkas, S.J. & E.C. Olson, eds., 1987. Dinosaurs: past and present (II). - Los Angeles, The Natural History Museum Foundation: 64-81.
- Eaton, G.F., 1910. Osteology of *Pteranodon*. - Mem.Con.Ac.A.Sc. 2.
- Elvidge, D.J. & D.M. Unwin, 2001. A morphometric analysis of the hindlimbs of pterosaurs. - *Strata* 1, 11: 36.
- Fastnacht, M., 2001. First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe of Brazil. - *Pal.Zeit.* 75, 1: 23-36.
- Feduccia, A., 1996. The origin and evolution of birds. - New Haven/London, Yale University Press.
- Frey, E. & D.M. Martill, 1996. A reappraisal of *Arambourgiania* (Pterosauria, Pterodactyloidea): one of the world's largest flying animals. - *Neu.Jahr.Geol. Pal.Ab.* 199, 2: 221-247.
- Frey, E. & D.M. Martill, 1998. Soft tissue preservation in a specimen of *Pterodactylus kochi* (Wagner) from the Upper Jurassic of Germany. - *Neu.Jahr.Geol.Pal.Ab.* 210, 3: 421-441.
- Frey, E. & H. Tischlinger, 2000. Weichteil-anatomie der Flugsaurierfüße und Bau der Scheitelkämme: Neue Pterosaurierfunde aus den Solnhofener Schichten (Bayern) und der Crato-Formation (Brasilien). - *Archaeopteryx* 18: 1-16.
- Frey, E., H. Tischlinger, M.-C. Buchy & D.M. Martill, 2001. With bristles, claws and vessels pterosaurs (almost) alive. - *Strata* 1, 11: 40-43.
- Gardiner, B., R.J.G. Savage, B. Cox & D. Dixon, 1989. Encyclopedie van dinosauriërs en andere prehistorische dieren. - Weert, M&P bv.
- Haines, T., 2000. Op stap met dinosauriërs. - Baarn, Tirion Uitgevers B.V.
- Kellner, A.W.A. & W. Langston Jr., 1996. Cranial remains of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria, Azhdarchidae) from Late Cretaceous sediments of Big Bend National Park, Texas. - *J.Vert.Pal.* 16, 2: 222-231.
- Kellner, A.W.A. & Y. Tomida, 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. - National Science Museum, Tokyo (NSMM 17).
- Koenen, M.J. & J.B. Drewes, 1981. Het Koenen Handwoordenboek. - Groningen, Wolters-Noordhoff bv.
- Langston, W., Jr., 1981. Pterosaurs. - *Scientific American* 244: 122-136.
- Lawson, D.A., 1975. Pterosaur from the latest Cretaceous of West Texas. Discovery of the largest flying creature. - *Science* 187: 947-948.
- Lee, Y.-N., 1994. The Early Cretaceous pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus* from North America. - *Palaeontology* 37: 755-763.
- Martill, D.M., 1997. From hypothesis to fact in a flight of fantasy: the responsibility of the popular scientific media. - *Geol.Today.* March-April 1997: 71-73.
- Martill, D.M. & E. Frey, 1995. Colour patterning preserved in Lower Cretaceous birds and insects: The Crato Formation of N.E. Brazil. - *Neu.Jahr.Geol. Pal.Mit.* 1995, 2: 118-128.
- Norman, D., 1985. The illustrated encyclopedia of dinosaurs. - New York, Crescent Books.
- Owen, R., 1874. Monograph of fossil Reptilia of the Mesozoic formations. I. Pterosauria. - *Pal.Soc.Mon.* 27: 1-14.
- Padian, K., 1987. The case of the bat-winged pterosaur: typological taxonomy and the influence of pictorial representation on scientific perception. In: Czerkas & Olson, eds., 1987. - Los Angeles, The Natural History Museum Foundation: 64-81.
- Padian, K., 2001. An integrative approach to pterosaurian locomotion. - *Strata* 1, 11: 75-77.
- Prieto, I.R., 1998. Morfología funcional y hábitos alimentarios de *Quetzalcoatlus* (Pterosauria) [Functional morphology and feeding habits of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria)]. - *Col.Pal.* 49: 129-144.
- Shipman, P., 1998. Taking wing: *Archaeopteryx* and the evolution of bird flight. - London, Weidenfeld & Nicholson.
- Unwin, D.M., 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. - *Mit.Mus.Nat.Ber.Geo.* 4: 189-222.
- Unwin, D.M. & N.N. Bakhurina, 1994. *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus. - *Nature* 371: 62-64.
- Unwin, D.M. & N.N. Bakhurina, 2000. Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia. In: Benton, et al., eds., 2000. - Cambridge/New York/Oakleigh/Madrid/Cape Town, Cambridge University Press: 420-433.
- Veldmeijer, A.J., 1995. Vliegende reptielen: een kennismaking. - *Tey.Mag.* 47: 8-12.
- Veldmeijer, A.J., 1998. The Leiden specimen of *Coloborhynchus* (Pterosauria). In: Jagt, et al., eds., 1998. - Maastricht, Natuurhistorisch Museum Maastricht: 69.
- Veldmeijer, A.J., 2000. Over waarom men pterosauriërs voor uitgestorven vleermuizen aanziet en of dit begrijpelijk is of niet. - *Cranium* 17, 1: 17-29.
- Veldmeijer, A.J., 2002. Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp.nov. (Pterodactyloidea) from Brazil in the collection of the National Museum of Natural History (Naturalis), Leiden, the Netherlands. - *Scrip.Geol.*, 125.
- Wellnhofer, P., 1978. Handbuch der Paläoherpetologie. - Stuttgart/New York, Gustav Fischer Verlag.
- Wellnhofer, P., 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana-formation (Apt.) der Chapada do Araripe, Brasilien. - *Pal.A* 187: 105-182.
- Wellnhofer, P., 1988. Terrestrial locomotion in pterosaurs. - *Hist.Biol.* 1: 3-16.
- Wellnhofer, P., 1991a. The illustrated encyclopedia of pterosaurs. - New York, Crescent books.
- Wellnhofer, P., 1991b. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. - *Pal.A* 215: 43-101.
- Wellnhofer, P. & A.W.A. Kellner, 1991. The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia, Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. - *Mit.Bay.St.Pal.Geol.* 31: 89-106.
- Wilkinson, M.T., C.P. Ellington, 2001. Gliding performance of Lower Cretaceous pterosaurs. - *Strata* 1, 11: 103.