

Over waarom men pterosauriërs voor uitgestorven vleermuizen aanziet en of dit begrijpelijk is of niet

André J. Veldmeijer

Samenvatting

Vliegende reptielen worden vaak voor uitgestorven vleermuizen aangezien. In de volgende tekst wordt geprobeerd de redenen hiervan te achterhalen door de twee naast elkaar te zetten, nadat de diergroepen zijn voorgesteld en kenmerken zijn behandeld. Verschillen en overeenkomsten zullen besproken worden.

Summary

Flying reptiles are often regarded as extinct bats. In this essay, an attempt is made to get insight in the reasons of this idea by comparing these two groups. They are first introduced and features are discussed. Differences as well as correspondences are given ample attention.

Inleiding

Het onderwerp van het volgende artikel lijkt in eerste instantie niet echt thuis te horen in het tijdschrift van de Werkgroep Pleistocene Zoogdieren. Toch zijn er redenen om eens stil te staan bij vliegende reptielen met in het achterhoofd zoogdieren. En dan met name vleermuizen. Veel mensen namelijk, denken dat pterosauriërs vleermuizen zijn, maar dan de uitgestorven vormen. En juist dit zette mij aan het denken.

Want waarom denken mensen dat? En waar komt deze gedachte vandaan? En is er een reden voor; zijn er dan zoveel overeenkomsten tussen deze dieren? Maar waar verschillen ze dan in? In een voordracht, gegeven voor de Werkgroep Pleistocene Zoogdieren op 27 maart 1999, heb ik dit onderwerp uiteengezet en dit artikel is daar op gebaseerd.



Fig. 1 C.A. Collini (1727-1806) beschreef als eerste een fossiel van een vliegend reptiel

C.A. Collini (1727-1806) was the first scientist who described a fossil of a pterosaur

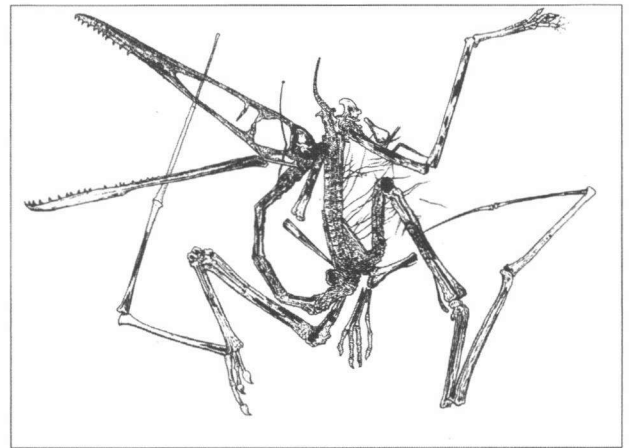


Fig. 2. *Pterodactylus antiquus*, het fossiel dat in 1784 door Collini werd beschreven (uit Wellnhofer, 1991: 23).

Pterodactylus antiquus, the fossil, described by Collini in 1784 (from Wellnhofer, 1991: 23).

conclusie kwam hij echter niet. Zeven-tien jaar later concludeerde de Franse anatoom Cuvier (fig. 3) dat het dier een reptiel moest zijn en in 1809 plaatste hij het dier in een nieuw opgerichte orde van de reptielen. Hij noemde het dier 'ptero-dactyle' wat, vrij vertaald, 'vliegvinger' betekent. Het was uiteindelijk Von Soemmerring, anatoom/chirurg, maar ook paleontoloog en astronoom,



Fig. 3. G. Cuvier (1769-1832), Frans anatoom, noemde het dier in 1809 'ptero-dactyle' (uit Wellnhofer, 1991: 23).

G. Cuvier (1769-1832), a French anatomist, introduced the name 'ptero-dactyle' in 1809 (from Wellnhofer, 1991: 23).

Een korte geschiedenis van pterosauriëronderzoek met betrekking tot vleermuizen

Het begon allemaal in 1784. Toen is voor het eerst een wetenschappelijk essay geschreven over een fossiel van een pterosauriër. De schrijver, Collini (fig. 1), was supervisor van de natuurhistorische collectie te Mannheim. Hij herkende een fossiel, dat volgens Wellnhofer (1991: 22) gevonden is in Eichstätt, Beieren, ergens tussen 1767 en 1784, als iets compleet anders dan de tot dan toe bekende fauna (fig. 2). Tot een meer precieze

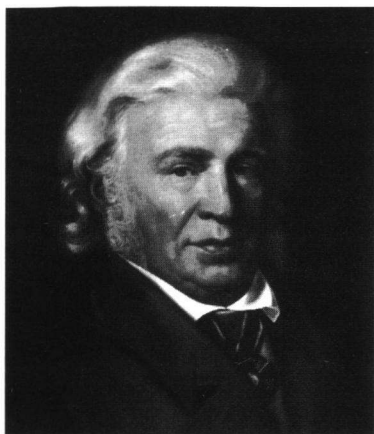


Fig. 4. S.T. von Soemmerring (1755-1830) verwees als eerste naar vleermuizen (1812) (uit Wellnhofer, 1991).

The first reference to bats in 1812, was made by S.T. von Soemmerring (1755-1830) (from Wellnhofer, 1991).

die in 1812 tijdens een lezing bekend maakte dat het dier een zoogdier en wel een tot dan toe onbekende soort vleermuis moest zijn (fig. 4 en 5). Zie hier de eerste verwijzing naar vleermuizen.

Gezien zijn reputatie gingen vele collega-wetenschappers met hem mee in zijn ideeën, maar Cuvier en een handjevol andere wetenschappers niet. Het zou een eindeloze discussie worden tussen de

Pterosauriërs: classificatie en evolutie

Pterosauriërs worden ingedeeld bij de reptielen. Hierbij lopen we gelijk tegen het eerste probleem aan, want de karakteristieken die we nu gebruiken voor het maken van het onderscheid tussen verschillende klassen, zijn niet goed toe te passen op fossielen. Het onderscheid wordt o.a. gemaakt op basis van verschillen in de weke delen. Denk bijvoorbeeld aan de bouw van het hart, bouw van het ei, enzovoort (zie voor een korte discussie van dit probleem o.a. Wellnhofer 1995, Gardiner et al. 1989, Norman 1985, Bakker 1988). De weke delen fossiliseren nu eenmaal niet of nauwelijks. Dus moet er gezocht worden naar kenmerken die aan het skelet zichtbaar zijn. En juist deze kenmerken zijn onderwerp van discussie onder de paleontologen. Hoewel ik deze discussie zal laten voor wat ze is, is het wel goed te realiseren dat er, naast de kenmerken van het skelet, weke delen ook een rol spelen. Want weke delen fossiliseren soms wel. Zo'n voorbeeld is de preservatie van haar (Sharov, 1971), waardoor bekend

twee vooraanstaande geleerden die tot de dood van Von Soemmerring in 1830 voortduurde.

Maar Von Soemmerring was niet de enige die een verband zag tussen vliegende reptielen en vleermuizen. Ook Buckland publiceerde, in 1836, een essay waarin hij verwees naar de dieren als

zijnde vleermuizen. Abel (fig. 6) publiceerde in 1925 de reconstructie van een *Pterodactylus*, ondersteboven hangend aan een boom (fig. 7). Augusta en Burian (1961: 28) publiceerden in de jaren '60 van de twintigste eeuw reconstructies van ondersteboven aan een boom hangende reptielen, zoals ook vleermuizen dit doen. Dit is een greep uit de grote hoeveelheid voorbeelden van wetenschappers en kunstenaars die voor pterosauriërs een vleermuisachtig bestaan reconstrueerden. Het idee van pterosauriërs als uitgestorven vleermuizen is dus al heel oud en is ontstaan met de vondst van het eerste fossiel. Het is blijkbaar moeilijk vliegende reptielen los te zien van vleermuizen. Maar wat zijn pterosauriërs?

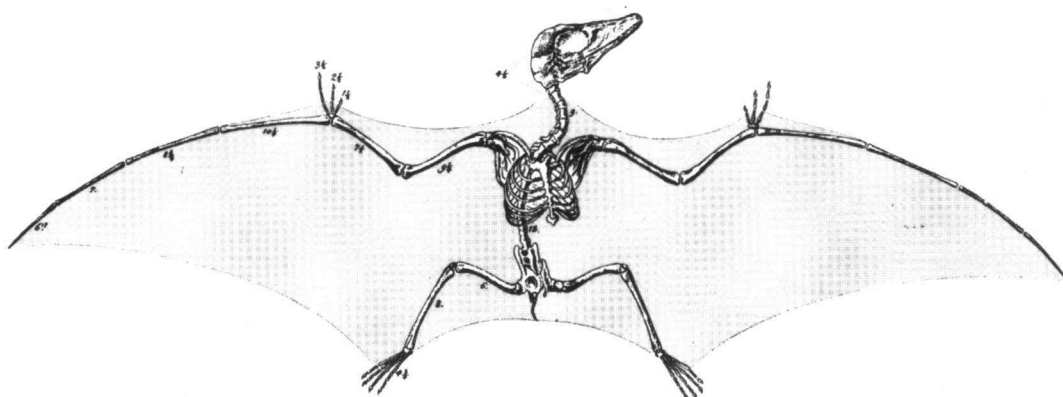


Fig. 5. De vleermuisachtige reconstructie die von Soemmerring maakte (uit Wellnhofer, 1991: 25).

This was the bat-like reconstruction of von Soemmerring (from Wellnhofer, 1991: 25).

is dat sommige soorten pterosauriërs een vacht hadden. En dit wordt gezien als een zoogdierkenmerk. Daarnaast is het (nog) niet bekend of vliegende reptielen eierlegend waren, wat je van reptielen zou verwachten, of levendbarend, zoals zoogdieren (ichtyosauriërs, een ander lid van de klasse der reptielen, zijn ook levendbarend geweest. Er zijn relatief veel fossielen bekend van vrouwtjes die ongeboren jongen bij zich dragen, of vrouwtjes die tijdens de bevalling zijn gestorven, zie bijvoorbeeld Urlichs et al., 1994: 76-77). Ook wordt

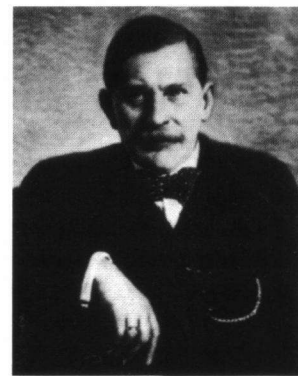


Fig. 6. O. Abel (1875-1946), Oostenrijks paleobioloog (uit Wellnhofer, 1991: 169).

O. Abel (1875-1946), an Austrian paleo-biologist (from Wellnhofer, 1991: 169).



Fig. 7. De reconstructie die Abel in 1925 publiceerde (uit Wellnhofer, 1991: 157).

Abels' reconstruction, published in 1925 (from Wellnhofer, 1991: 157).

het nu algemeen geaccepteerd dat pterosauriërs warmbloedig waren wat moderne reptielen niet zijn, maar zoogdieren en vogels wel (er is veel geschreven over het al dan niet warmbloedig zijn, zie bijvoorbeeld

Seeley 1864, Desmond 1978, Shipman 1998, Wellnhofer 1991, Bakker 1988). Maar er is nog meer aan de hand, want naast deze zoogdierachtige kenmerken hebben ze een aantal vogelachtige kenmerken zoals de holle botten (fig. 8) die, net als bij vogels, waarschijnlijk met een luchtzakstelsel waren uitgerust (o.a. Shipman, 1998: 230). Ook lijken de hersenen van pterosauriërs in bepaalde opzichten erg op die van vogels (Edinger, 1927; Desmond, 1978: 164-172; Wellnhofer, 1991: 165).

Toch hebben pterosauriërs niets met vogels te maken en worden ze nog steeds tot de reptielen gerekend, hoewel er wel is gesuggereerd dat er een nieuwe klasse opgericht zou moeten worden die tussen reptielen en vogels in staat, of tussen reptielen en zoogdieren, om de vliegende reptielen - en wellicht andere (?) uitgestorven reptielen - in onder te brengen (zie Wellnhofer, 1991: 40-41). Ze worden hierbij ingedeeld tot de onderklasse van de diapside reptielen (fig. 9). Deze onderklassen worden onderscheiden op basis van het aantal schedelopeningen, de zogenaamde slaapvensters, en het patroon hiervan. En aangezien ze twee openingen achter de oogkas hebben, net zoals dinosauriërs, behoren ze tot de diapside reptielen. Daarnaast zijn het archosauriërs, want ze hebben ook nog een preorbitaal opening. Binnen deze subklasse vormen de vliegende reptielen de orde Pterosauria. En deze orde wordt weer onderverdeeld in twee subordes, namelijk de Rhamphorhynchoidea en de Pterodactyloidea. Rhamphorhynchoidea worden over het algemeen beschouwd als de voorouders van de Pterodactyloidea. Echter, van deze afstamming is men tegenwoordig niet meer zo zeker. Enkele paleontologen vermoeden een gescheiden ontwikkeling voor de twee subordes, mogelijk afstammend van een gemeenschappelijke voorouder.

De Rhamphorhynchoidea verschijnen in het Trias, maar waarschijnlijk ligt hun oorsprong al (veel) eerder, daar sommige dieren al erg gespecialiseerd zijn (Wellnhofer, 1991: 44). Ze verdwijnen vrij plotse-

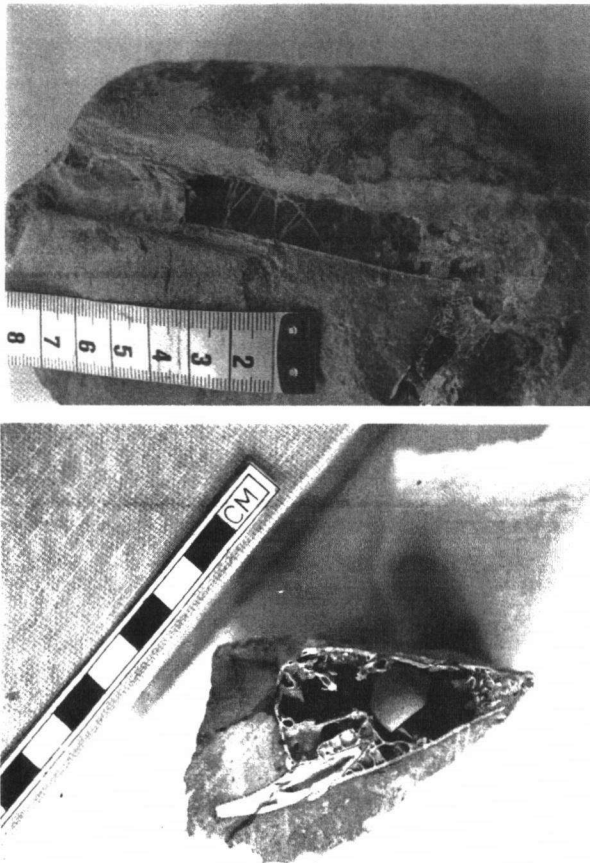


Fig. 8 De botten van pterosauriërs waren hol. Hier (boven, uit Wellnhofer, 1991: 149), de doorsnede van de onderkaak van *Coloborhynchus* sp. (Naturalis, Leiden) en de doorsnede (onder) van een humerus van *Santanadactylus* sp.

The bones of pterosaurs were hollow. Above (reproduced from Wellnhofer, 1991: 149), the cross-section of the lower jaw of *Coloborhynchus* sp. (Naturalis, Leiden) is shown, and below the longitudinal section of the humerus of *Santanadactylus* sp.

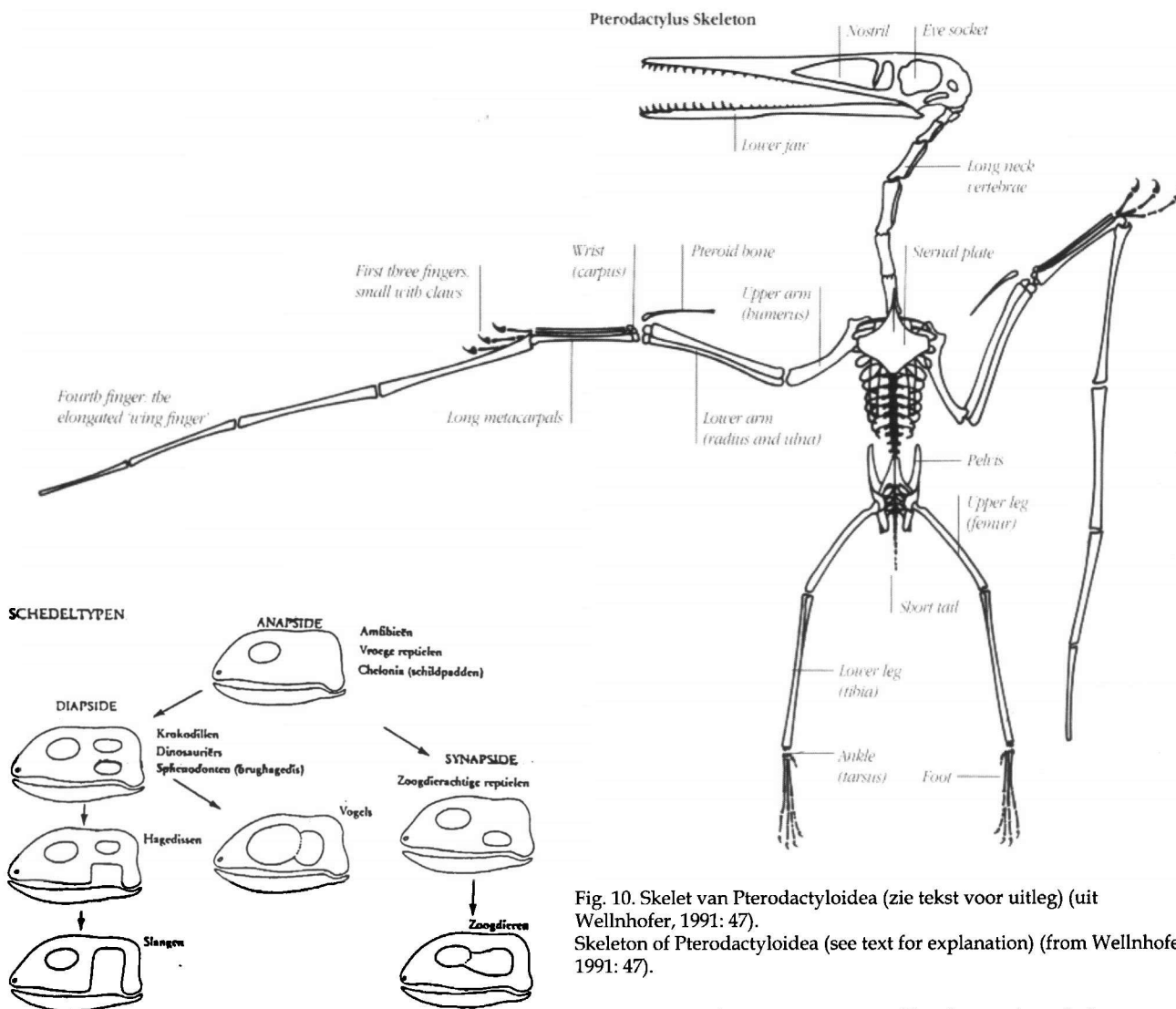


Fig. 9. Overzicht van de onderklassen, gemaakt op basis van schedelopeningen. Pterosauriërs behoren tot de diapside reptielen, net als dinosauriërs (Uit Gardener et al., 1989: 61).

Overview of the subclasses which are made on the openings in the skull. Pterosaurs are classed to the diapsid reptiles as are dinosaurs (From Gardener et al., 1989: 61).

ling tegen het eind van het Jura, terwijl de Pterodactyloidea dan relatief plotseling verschijnen. De overgang is niet haarscherp; sommige families van de twee subordes hebben nog samen gevlogen tegen het eind van het Jura, maar in het begin van het Krijt zijn de Rhamphorhynchoidea verdwenen (Wellnhofer, 1991: 166). Juist de jongste suborde van de pterosauriërs zouden gigantische afmetingen krijgen, maar hier kom ik later nog op terug.

Pterosauriërs: bouw

De bouw van een pterosauriër is totaal anders dan welk ander dier ook, uitgestorven of niet. Een paar van de belangrijkste kenmerken zal ik kort toelichten (fig.

Fig. 10. Skelet van Pterodactyloidea (zie tekst voor uitleg) (uit Wellnhofer, 1991: 47).
Skeleton of Pterodactyloidea (see text for explanation) (from Wellnhofer, 1991: 47).

10 en 11). Het meest opvallende aan het skelet van een vliegend reptiel is de extreme verlenging van de vierde vinger, de zogenaamde vliegvinger. Dit deel vormt samen met de boven- en onderarm en middenhandsbeentjes de vleugel. De drie eerste vingers vormen klauwtjes; de vijfde vinger ontbreekt. Een specifiek pterosauriërkenmerk is het zogenaamde pteroid: een botje dat articuleert met het polsgewricht en vermoedelijk dient om het propatagium, de vlieghuid anterieur van de boven- en onderarm, te ondersteunen en besturen. Verder valt op dat de schedel lang en laag is en extreem licht gebouwd. Dit laatste lijkt zeker regel te zijn bij pterosauriërs. Echter, sommige soorten hebben juist een gedrongen, hoge schedel, maar dit is, zover nu bekend, eerder uitzondering dan regel. Mijn vermoeden is echter dat dit juist veroorzaakt wordt door de enorme hiaten in het fossiele bestand (de problemen die met het fossiliseren te maken hebben komen later nog uitgebreider aan bod). De achterpoten staan onder een hoek onder het lichaam. Ze zijn niet verticaal onder het lichaam geplaatst zoals bij zoogdieren, maar ook niet, zoals bijvoorbeeld bij krokodillen, aan de zijkant. De vleugels en de wervelkolom, met name de nek en het voorste deel van de rug, zijn sterk ontwikkeld, terwijl het

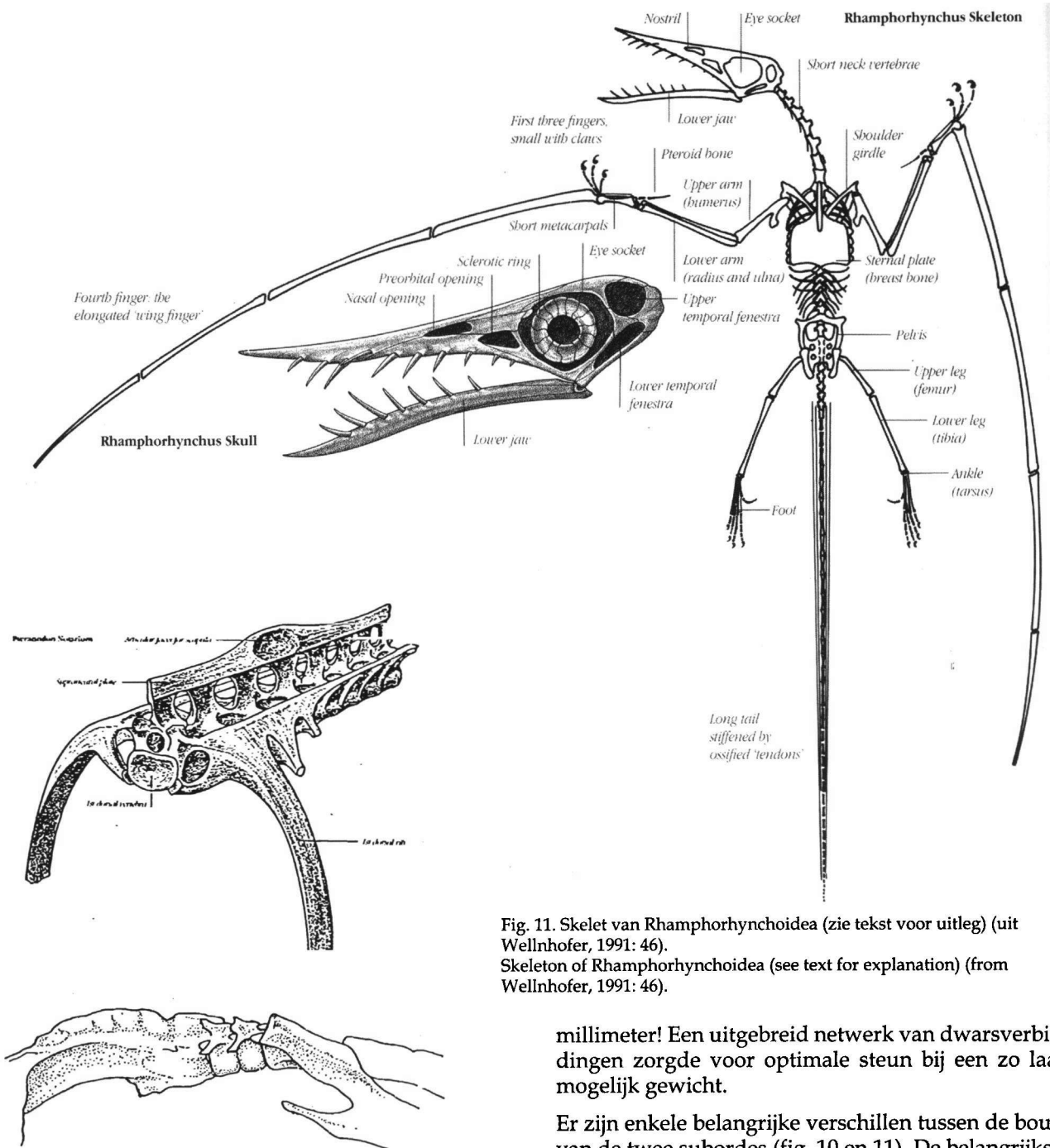


Fig. 11. Skelet van Rhamphorhynchoidea (zie tekst voor uitleg) (uit Wellnhofer, 1991: 46).
Skeleton of Rhamphorhynchoidea (see text for explanation) (from Wellnhofer, 1991: 46).

millimeter! Een uitgebreid netwerk van dwarsverbindingen zorgde voor optimale steun bij een zo laag mogelijk gewicht.

Er zijn enkele belangrijke verschillen tussen de bouw van de twee subordes (fig. 10 en 11). De belangrijkste zijn dat, in tegenstelling tot hun 'afstammelingen', Rhamphorhynchoidea een lange staart hebben, al dan niet gesteund door van bot gemaakte staafjes (zie bijvoorbeeld Wellnhofer, 1991: 51). Hun middenhandsbeentjes zijn kort en de vijfde teen is erg lang. Daarnaast hebben de Pterodactyloidea vaak, hoewel niet alle soorten, een notarium (fig. 12a), een element dat ook bij vogels aanwezig is. Een notarium is een element van het voorste deel van de rug en bestaat uit een aantal samengegroeide rugwervels ter versterking van de sterk ontwikkelde schoudergordel en voor het creëren van aanhechting van de vliegspieren. Een notarium komt met name voor bij de grote soorten van de kortstaartpterosauriërs, maar in geen geval bij de oudere vliegende reptielen.

Fig. 12. Notarium van *Pteranodon* sp., een Pterodactyloïd (boven). Notaria komen alleen voor bij de grotere soorten Pterodactyloidea (uit Wellnhofer, 1991: 50). Onder: de verstevigde wervelkolom van vleermuizen mist een notarium (uit Altringham, 1996: 62).

Notarium of *Pteranodon* sp., a Pterodactyloid (above). Notaria were only encountered with the larger species of Pterodactyloidea (from Wellnhofer, 1991: 50). Below: The enforced spine of bats do not have a notarium (from Altringham, 1996: 62).

lichaam zelf en de achterpoten er nogal bekaaid vanaf komen. Het voorste deel van een pterosauriër is per definitie sterker ontwikkeld dan het achterste deel. Een laatste belangrijk kenmerk van vliegende reptielen is dat de botten, zoals boven al reeds vermeld, hol zijn (fig. 8). De botwanden zijn vaak dunner dan één

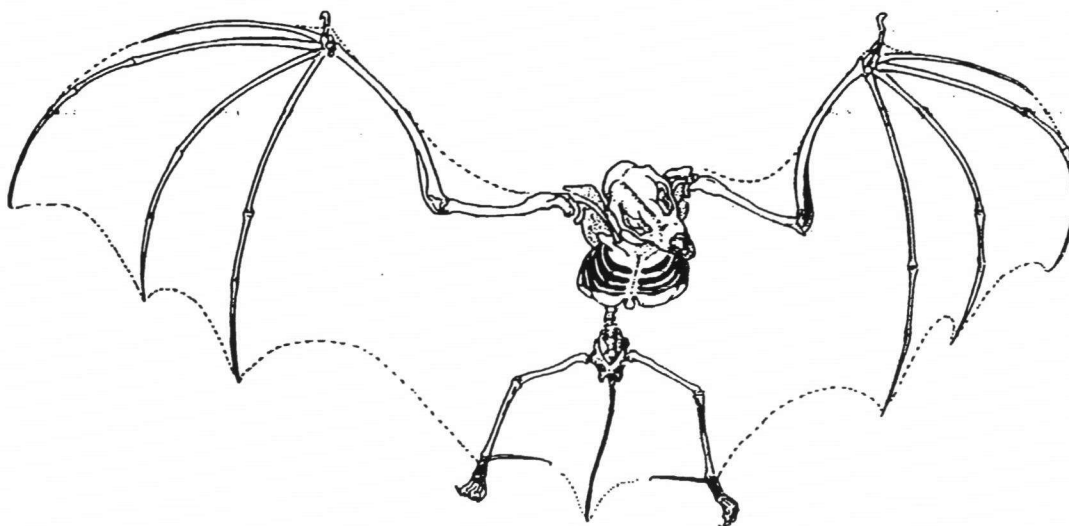


Fig. 13 Het skelet van vleermuizen (zie tekst voor uitleg) (uit Altringham, 1996: 64).

The skeleton of bats (see text for explanation) (from Altringham, 1996: 64).

Vleermuizen: bouw

Vleermuizen zijn volgens Altringham (1996: 1), één van de meest succesvolle ordes van de zoogdieren en waarschijnlijk het meest divers. Er zijn maar liefst 966 soorten van bekend. Eén vierde deel van alle zoogdieren behoort tot de vleermuizen en ze komen over de gehele wereld voor.

Als we kijken naar het bouwplan van vleermuizen (fig. 13) dan zien we direct dat een vleermuis totaal anders gebouwd is dan een vliegend reptiel. Het meest opvallende verschil is dat de vleugel bij vleermuizen wordt ondersteund door de tweede tot en met de vierde vinger. De eerste vinger, de duim, vormt een klimhaak waarmee vleermuizen uitermate goed kunnen klimmen. Vleermuizen hebben geen notarium, maar er zijn wel plaatsen in de wervelkolom die verstevigd zijn terwille van het vliegen (fig. 12b). De kiel (fig. 14), zichtbaar bij pterosauriërs op het sternum, ontbreekt bij vleermuizen, hoewel dit vaak vervangen is door een pezige plaat met dezelfde functie (Altringham, 1996: 63). Maar het belangrijkste verschil is dat vleermuizen zoogdieren zijn. Ze hebben dan ook geen holle botten zoals vliegende reptielen en vogels.

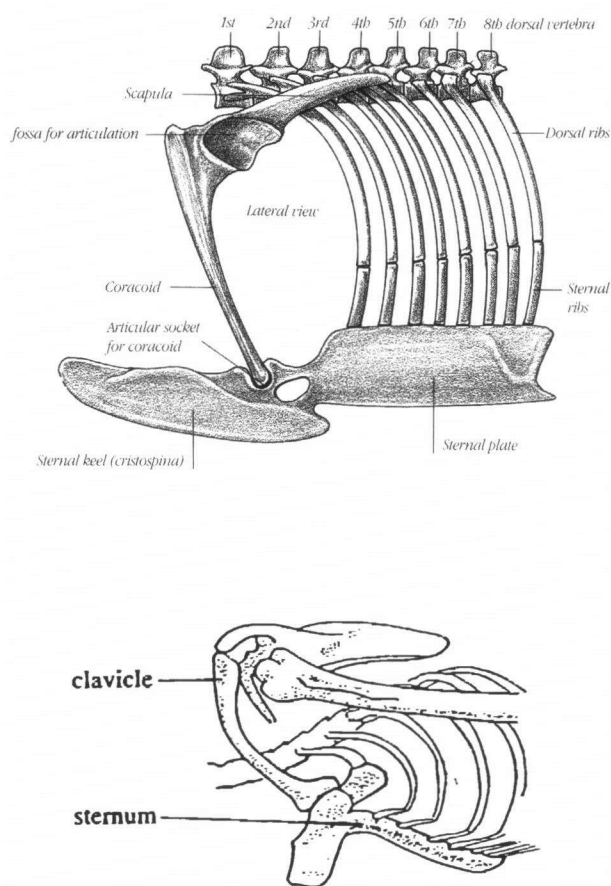


Fig. 14 Boven: de schoudergordel van een pterosauriër. Het sternum heeft een grote kiel voor de aanhechting van de vliegspieren (uit Wellnhofer, 1991: 53). Onder: de schoudergordel van een vleermuis. Het sternum is soms uitgerust met een pezige plaat (uit Altringham, 1996: 62).

Above: the shoulder girdle of a pterosaur. The sternum has a large keel for the attachment of the flight muscles (from Wellnhofer, 1991: 53). Below: the shoulder girdle of a bats. Sometimes, the sternum has a tendinous plate (from Altringham, 1996: 62).

Vleermuizen: evolutie

Vleermuizen zijn geologisch gezien veel jonger dan vliegende reptielen. De oudst bekende fossiele vleermuis is de *Icaronycteris index* (fig. 15), gevonden vlakbij Yellowstone Park in de Verenigde Staten (Altringham, 1996: 7). Het dier stamt uit het Eoceen, zo'n 45 miljoen jaar geleden. Vondsten uit Duitsland dateren van dezelfde periode (Wellnhofer, 1991: 182). Het

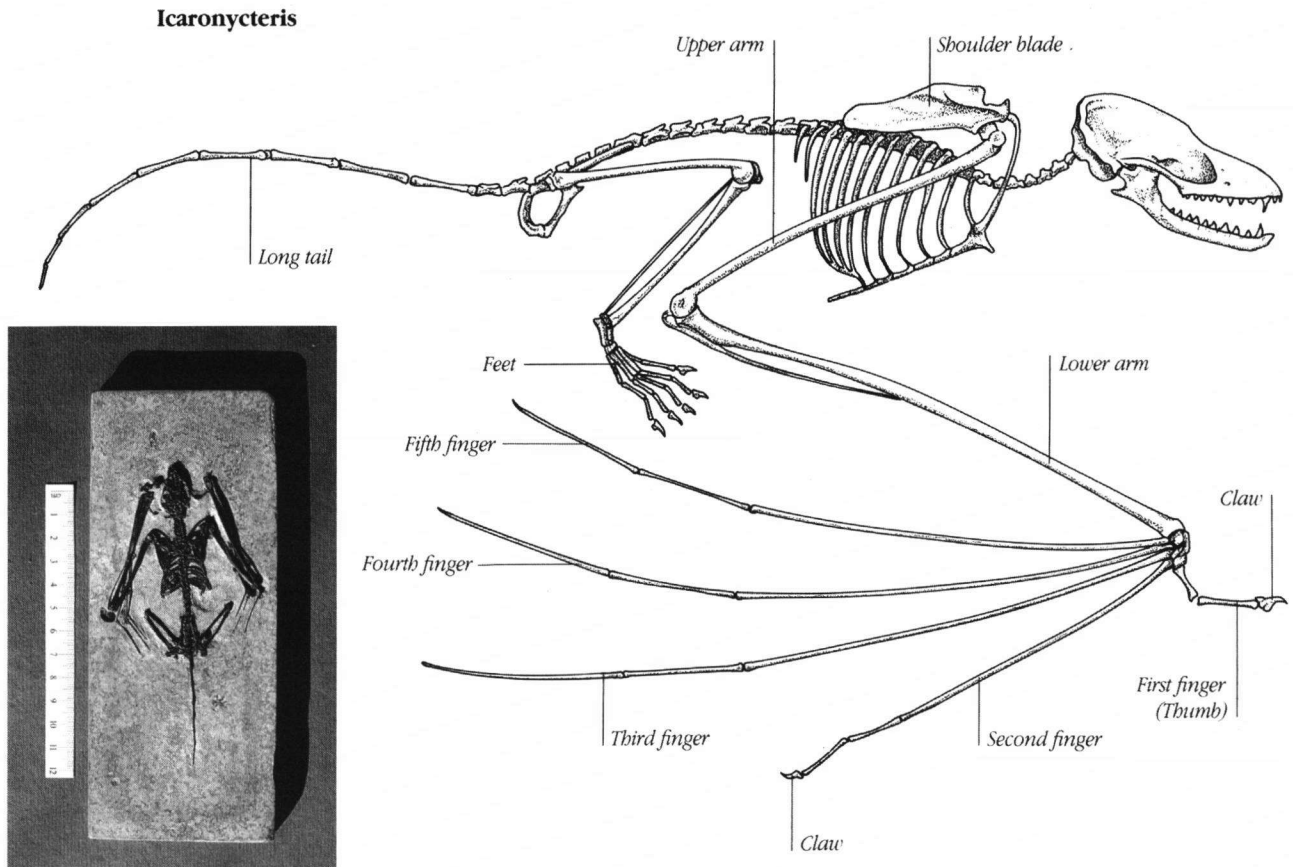


Fig. 15. *Icaronycteris index*, een fossiele vleermuis uit het Eoceen (uit Wellnhofer, 1991: 182-3).

Icaronycteris index, a fossil bat from the Eocene (from Wellnhofer, 1991: 182-3).

probleem doet zich hier voor dat er geen intermediaire vorm bekend is tussen de gevonden fossielen en zijn veronderstelde boombewonende, zwevende voorouder. Dat ze afstammen van een zwevende voorouder wordt aangenomen omdat bij vleermuizen, zoals bij zwevers, zowel voor- als achterpoten in de staartmembraan (patagium) zijn geïntegreerd (Shipman, 1998: 237). Ook zijn zwevers vaak klein en zijn het nachtdieren, net als vleermuizen. En als laatste argument, aldus Shipman, worden de Dermoptera genoemd, een groep dieren waar ook de vliegende lemur (fig. 16) onder valt. Dermoptera, ook wel vliegende katten genoemd, zijn het nauwst verwant aan vleermuizen. Men schat dat ze ergens in Vroeg Paleoceen of zelfs in het Laat Krijt zijn ontstaan. Maar zekerheid is hier dus allerminst over. Dit geldt trouwens ook voor de vliegende reptielen: ook hier is (nog) geen intermediaire vorm gevonden en worden de voorouders op een puur theoretische basis gevormd (Wellnhofer, 1991: 41-45). Alleen, hier wordt heel verschillend over gedacht. Over het algemeen wordt ervan uitgegaan dat pterosauriërs zich ontwikkeld zouden hebben uit een viervoetig reptiel, levend in bomen (fig. 17). Padian (1984: 163-168) heeft echter gesuggereerd dat ze zich ontwikkeld zouden hebben uit een tweervoetig, landlevend reptiel.

Overeenkomsten: pterosauriërs en vleermuizen

Dus pterosauriërs en vleermuizen hebben in hun bouw maar weinig dingen gemeenschappelijk. Waarom worden vliegende reptielen dan gezien als uitgestorven vleermuizen? Volgens mij blijft er dan nog maar één ding over. Men denkt dat, omdat beide dieren kunnen vliegen maar geen veren hebben (en dus geen vogels zijn!), ze hetzelfde moeten zijn. Ze hebben immers allebei een vlieghuid. Dat deze vlieg-

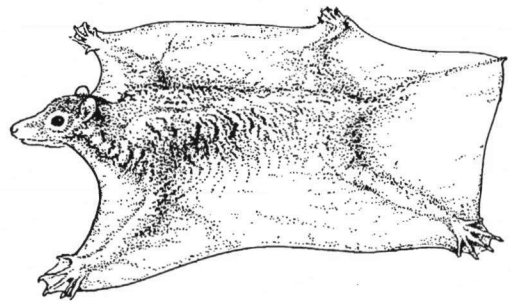


Fig. 16. Vliegende lemuren (hier *Cynocephalus variegatus*) zijn de nauwst verwante groep van de vleermuizen (uit Altringham, 1996: 13).

Flying lemurs, here *Cynocephalus variegatus*, are the closest relatives of bats (uit Altringham, 1996: 13).

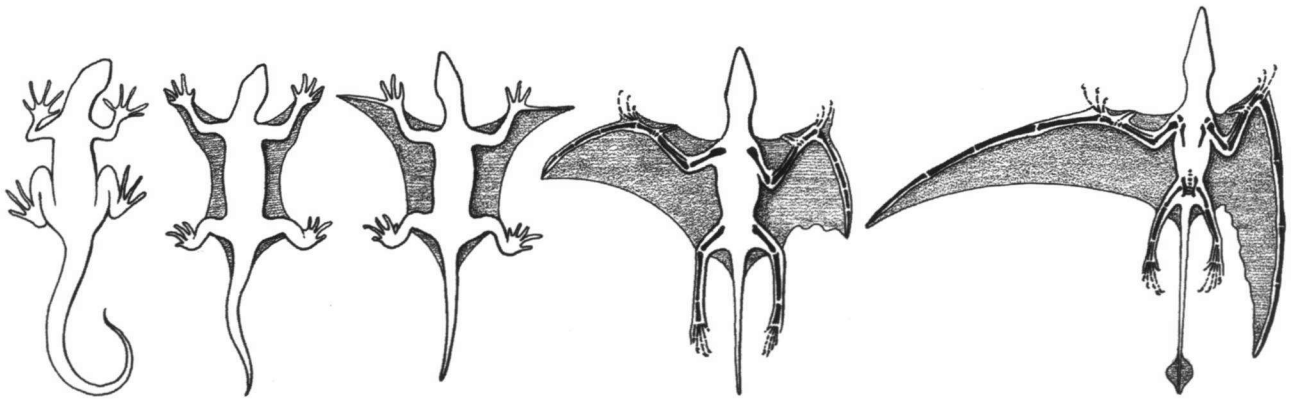


Fig. 17. Theoretische ontwikkeling van vliegende reptielen uit een viervoetig, in de bomen levend reptiel (uit Wellnhofer, 1991: 44).

Theoretical evolution of flying reptiles from a four-legged, tree-dwelling reptile (from Wellnhofer, 1991: 44).

huid bij beide anders gebouwd is - vleermuizen hebben een leerachtig membraan (Wellnhofer, 1991: 182; Altringham, 1996: 63) terwijl de vlieghuid van pterosauriërs vliezig is - versterkt door vezels (o.a. Wellnhofer, 1991: 151-153, 182; Unwin & Bakhurina,

tot de enkel laten doorlopen (Wellnhofer, 1991: 149-151). Het is nog steeds niet duidelijk. Een probleem doet zich hierbij voor. De tendens bestaat om aan de hand van de bestudering van een enkel fossiel de gehele suborde (vanaf nu zal er hoofdzakelijk gekeken

worden naar de Pterodactyloidea) te reconstrueren met betrekking tot de vleugels. Het is maar de vraag of je aan de hand van één fossiel de grootte, vorm en aanhechting van de vleugels van de gehele groep kunt en mag reconstrueren. Zoals de verschillen in vorm van de vleugels van vleermuizen ons laten zien, is het best mogelijk, en ook waarschijnlijk, dat er ook bij vliegende reptielen verschillen zijn (zie ook Padian & Warheit, 1989). Ook hoeven we maar een kijkje te nemen naar de vleugels van vogels om meer gesterkt te worden in dat idee. Een voorbeeld uit de wereld van de vliegende reptielen zelf is *Sordes pilosus*, suborde Rhamphorhynchoidea (zie voor een prachtige reconstructie Wellnhofer, 1991: 103). Van deze soort is namelijk bekend dat er een membraan tussen de achterpoten zat en dat de

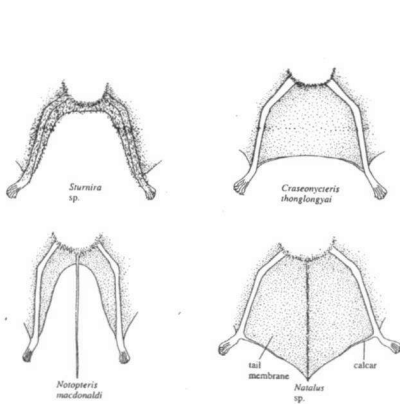


Fig. 18. Variatie in staartmembraan bij vleermuizen (uit Altringham, 1996: 27).

Variation in tail membrane of bats (uit Altringham, 1996: 27).

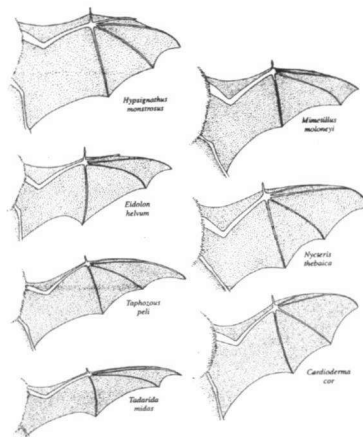


Fig. 19. Variatie in vlieghuid van de vleugels bij vleermuizen (uit Altringham, 1996: 69).

Variation in flight membranes of bats (from Altringham, 1996: 69).

1994) maakt klaarblijkelijk niets uit. Nu is dat natuurlijk ook niet direct zichtbaar. Vleermuizen hebben een vlieghuid waarin de achterpoten zijn geïntegreerd: de huid zit aan de enkels vast. Hier is echter wel variatie in te vinden (fig. 18). Bij sommige dieren is de staart vrij, bij anderen compleet geïntegreerd. Sommige soorten hebben geen of nauwelijks een staartmembraan terwijl anderen er een hebben die gesteund worden door een kraakbeenachtige projectie van hun voet (calcar). Ook zijn er duidelijke verschillen tussen de vormen van de vleugels (fig. 19). Bij vliegende reptielen is het niet duidelijk hoe de vlieghuid er qua vorm precies uitgezien heeft (fig. 20). Sommige reconstructies tonen een vlieghuid tot de heup, sommigen tot het bovenbeen of knie, terwijl anderen de vlieghuid

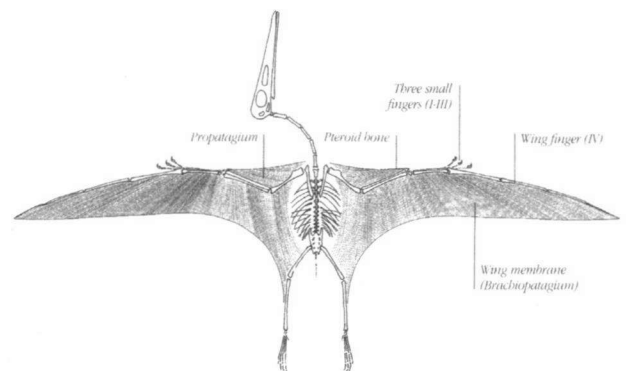


Fig. 20. Voorbeeld van vlieghuidreconstructie van een vliegend reptiel (uit Wellnhofer, 1991: 151).

Example of the reconstruction of the flight membrane of flying reptiles (from Wellnhofer, 1991: 151).

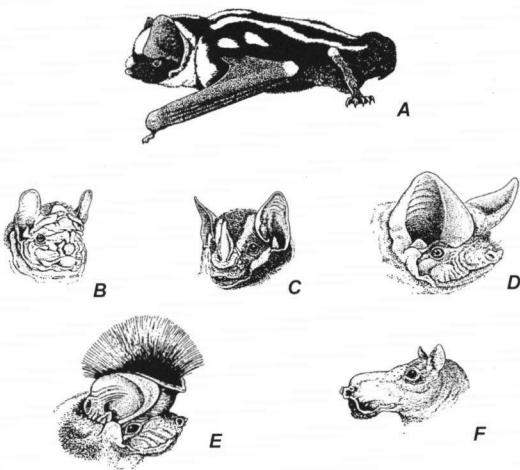


Fig. 21a. Een greep uit de diversiteit bij vleermuizen (Uit Altringham, 1996: 40-41, 44, 47, 153-4).

Examples of diversity of bats (From Altringham, 1996: 40-41, 44, 47, 153-4).

vlieghuid aan de enkels vast zit (Unwin & Bakhurina, 1994). Dat bij alle vleermuizen de vlieghuid aan de enkels zit, wil nog niet zeggen dat de vlieghuid bij pterosauriërs allemaal op dezelfde plaats aangehecht was. De diergroep is zo totaal verschillend van welke andere diergroep dan ook, levend of uitgestorven, dat er rekening gehouden moet worden met de meest onverwachte dingen. De vleugels van pterosauriërs zijn behaard geweest. Bewijs is in ieder geval gevonden in *Sordes pilosus* (Sharov, 1971), die we net al tegenkwamen met betrekking tot de vorm van de vlieghuid. Haar op de anders kale vleugels is een voorwaarde voor dieren die overdag actief zijn om verbranding door de zon te voorkomen (Shipman, 1998: 231). Vleermuizen hebben geen vacht op hun vleugels eenvoudigweg omdat ze voornamelijk nachtdieren zijn (Altringham, 1996: 2). Maar haar heeft natuurlijk ook een isolerende functie (o.a. Bakker 1988, Desmond 1978, Wellnhofer 1991).

Overeenkomsten: uiterlijk en voedsel

Opvallend is dat beide diergroepen een enorme diversiteit kennen. Zoals al eerder gezegd vormen de vleermuizen een grote groep die overal ter wereld voorkomt, tot in het Antarctische gebied aan toe. Tot op heden zijn er overal ter wereld fossiele vondsten bekend van vliegende reptielen, behalve op de polen. Tot nu toe is er geen ander uitgestorven reptiel dat een zo grote verspreiding gekend heeft als deze dieren. Op zich is dat ook niet zo vreemd. Pterosauriërs waren de eerste gewervelden die 'de lucht in gingen' en derhalve konden gaan en staan waar ze wilden. Niks lag hen in de weg om alle mogelijke niches te veroveren.

Er is een vrij grote variatie in grootte bij vleermuizen (het kleinste zoogdier, de, vrij vertaald, hommenvleer-

muis weegt slechts anderhalf tot twee gram terwijl de grootste vleermuizen, de vliegende honden, ongeveer een kilo wegen en een spanwijdte van zo'n anderhalve meter hebben). De variatie in grootte binnen de vliegende reptielen is ook aanzienlijk: van de spreekwoordelijke *Pterodactylus elegans* tot de, tot nu toe bekende allergrootste, *Quetzalcoatlus northropi* (zie voor een prachtige reconstructie Wellnhofer, 1991: 142-143) met een spanwijdte van zo'n 12 meter en een geschat gewicht van 127 kilo (Shipman, 1998: 238).

Van vleermuizen wordt over het algemeen gedacht dat ze bruin of grijszwart van kleur zijn, maar dit geldt lang niet voor alle vleermuizen (Altringham, 1996: 1). De *Kerivoula*, vrij vertaald gekleurde vleermuizen, zijn helder en grillig gekleurd als camouflage. Sommige lijken daarbij zelfs op bloemen en fruit. Aangezien ook vogels veelal gekleurd zijn, wordt ook aangenomen dat vliegende reptielen van kleuren voorzien zijn geweest.

Vleermuizen kennen een grote verscheidenheid aan vormen, met name tot uiting komend in de neusflappen (fig. 21) en andere uitsteeksels in hun gezicht. Opvallend is dat bij vliegende reptielen ook de verschillen in het uiterlijk van de kop het meest opmerkelijke is. Van het algemene bouwplan wordt niet afgeweken; hoogstens treden er verhoudingsverschillen op, waarbij men moet denken aan langere nekken of iets kortere vleugels in verhouding tot de rest, maar geen grote, opvallende verschillen. Is de diversiteit bij vleermuizen groot, bij pterosauriërs is er een bijna oneindige verscheidenheid aan vormen. Vele pterosauriërs hebben kammen op hun kop (fig. 22). De plaats van deze kammen kunnen verschillen: voorop hun snuit en onderkaak of halverwege hun snuit, achterop hun kop of over snuit en achterhoofd. Opvallend is wel dat er bij de oudere vliegende reptielen (in geologische zin), voor zover nu bekend, geen kammen voorkomen. Deze kammen zijn gemaakt van bot. En juist dat is een verschil met de uitsteeksels van de vleermuizen. En bij vogels met uitsteeksels zijn ze net zo min door het bot gevormd. Bij vogels komen

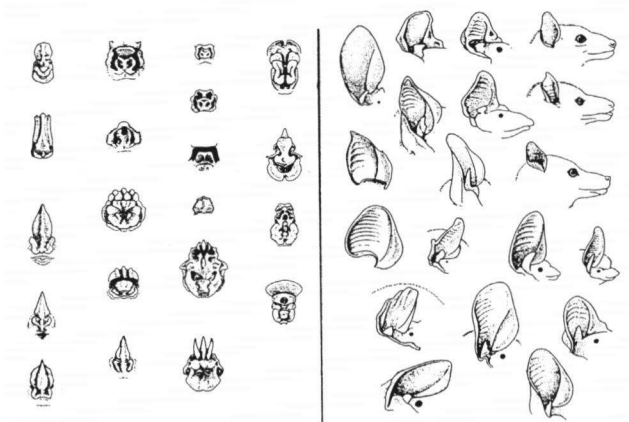


Fig. 21b Het vormenschema van neus en oor bij vleermuizen is enorm (Uit Altringham, 1996: 82-83).

The morphological variety of noses and ears of bats is enormous (From Altringham, 1996: 82-83).

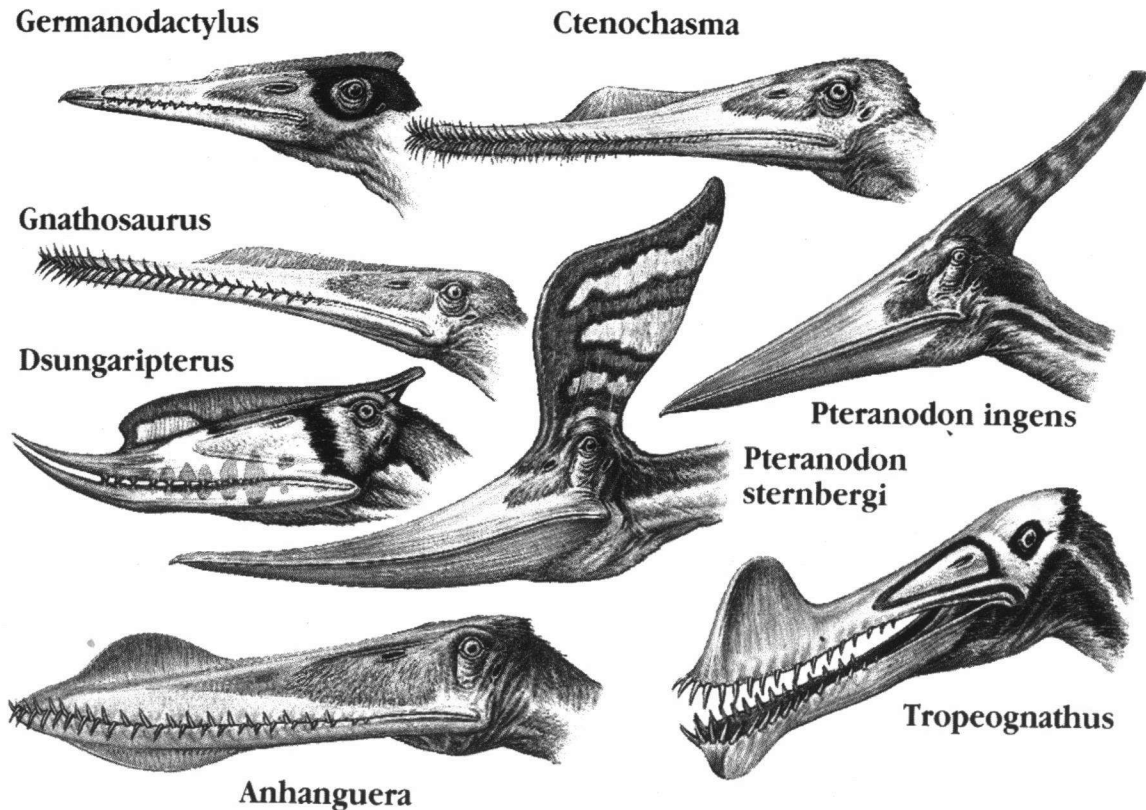


Fig. 22. Enkele voorbeelden van kammen bij pterosauriërs: het complete vormenschema is nog lang niet bekend (Uit Wellnhofer, 1991: 49).

Some examples of crests with pterosaurs. The complete variety of shapes is supposedly much larger (Uit Wellnhofer, 1991: 49).

uitsteeksels echter weinig voor. De enige vogel met een kam gemaakt van bot op zijn kop, is de casuarus. Andere vogels met uitsteeksels hebben die op de snavel, maar gemaakt van hoorn (neushoornvogels). Maar ... de recente vondst van een Braziliaans reptiel vertoont een soort kam, van voor naar achter over het hoofd lopend, gemaakt van zacht materiaal. Het bestaat niet uit bot. De 'lel' is minstens vijf maal hoger dan de hoogte van de oogkas en kan zonder overdrijven als 'enorm' betiteld worden. Het onderzoek naar dit fossiel is in volle gang en derhalve is het niet mogelijk een illustratie bij te voegen. Het fossiel bevindt zich in het Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe. Dus niet alle uitsteeksels bestaan alleen maar uit bot, zoals men tot voor kort aannam. Het vormenschema met betrekking tot de uitsteeksels op de koppen van vliegende reptielen is nog lang niet volledig bekend. Van vleermuizen is het nagenoeg bekend waar de uitsteeksels voor dienen, maar over de functie van de meeste uitsteeksels van vliegende reptielen wordt hevig gediscussieerd. De kam zoals de *Coloborhynchus* van Naturalis in Leiden heeft, wordt bijvoorbeeld gezien als kiel om het water te doorklieven. Maar deze kam is relatief robuust en stevig, terwijl een andere soort, *Anhanguera*, een kam heeft die een paar millimeter dik is en ook aan deze kam, die ook nog eens op een

andere plaats op de snuit zit, wordt dezelfde functie toegeschreven.

Tot slot wil ik nog even stil staan bij het voedsel. Volgens Altringham (1996: 3) hebben vleermuizen meer verschillende diëten dan alle andere zoogdierordes. De meeste vleermuizen voeden zich echter met insecten en andere geleedpotigen, sommige hebben schorpioenen als favoriet voedsel! Sommige zijn echte vissers, andere eten amfibieën, reptielen, vogels, en zoogdieren, inclusief andere vleermuizen. Natuurlijk zijn er de nectareters, fruiteters en bloedzuigers. Sommige vleermuizen zijn omnivoor (fig. 23). Bij pterosauriërs is het dieet een stuk lastiger te bepalen, daar we wel in de gaten moeten houden dat deze dieren zijn uitgestorven en vleermuizen natuurlijk niet. Uitgestorven zijn betekent dat er per definitie een vertekend beeld ontstaat. De meeste pterosauriërs die we kennen worden gezien als viseters en vaak komt men in de literatuur tegen dat vliegende reptielen viseters waren.

Twee opmerkingen moeten hierbij gemaakt worden. Fossilisatie is op zich al een uniek proces maar voor vliegende reptielen, vanwege hun zeer fragiele skelet (we hebben al gezien dat de botten extreem dun en hol zijn) is fossilisatie nog zeldzamer. De beste kans voor zo'n skelet om te fossiliseren is door in het water te

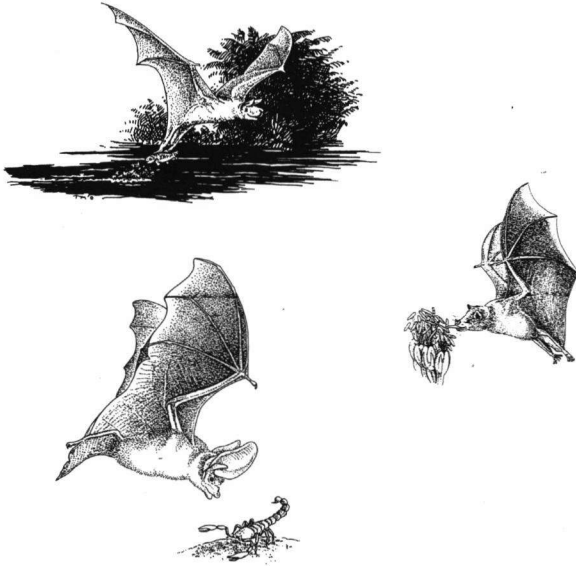


Fig. 23. Vleermuizen kennen een enorme verscheidenheid aan voedselbronnen, o.a. vis, nectar, insecten en geleedpotigen, bloed (Uit Altringham, 1996: 73, 181, 216, 236).

Bats have an enormous food diversity, a.o. fish, nectar, insects and arthropods, blood (From Altringham, 1996: 73, 181, 216, 236).

geraken en vervolgens snel bedolven te worden. De kans dat dit gebeurt met die dieren die hun leven op of bij het water slijten is vele malen groter dan bij dieren die landinwaarts leven. Zo is het beeld scheef getrokken en krijgen wij het beeld dat de meeste pterosauriërs viseters waren, omdat alleen de 'water'-pterosauriërs ons zijn overgeleverd. Pterosauriërs waren de eerste gewervelden die het luchtruim kozen en er stond ze feitelijk niets in de weg om de meest uiteenlopende niches te veroveren zoals reeds eerder opgemerkt, en dus lijkt het beeld, hierboven geschetst, juist.

The flamingo pterosaur
—*Pterodaustro* from
Argentina



Fig. 24. *Pterodaustro* zeefde het voedsel uit het water (Uit Bakker, 1988: 288).

Pterodaustro used its beak for sieving water in search for food (From Bakker, 1988: 288).

Als tweede dienen we niet te vergeten dat er wel degelijk pterosauriërs waren die zich niet voeden met vis (ze zijn echter in het fossiele record sterk in de minderheid). Neem bijvoorbeeld *Pterodaustro* (fig. 24) die een gebit had van waarschijnlijk elastische tanden, dat een uitstekende zeef moet zijn geweest. Hij zal zich dan ook gevoed hebben met de kleine organismen die hij uit het water zeefde (Wellnhofer, 1991: 131-133, 159). *Tapejara wellnhoferi* wordt gezien als fruiteter (Wellnhofer & Kellner, 1991), *Anurognathus* en *Batrachognathus* als insecteneters (Wellnhofer, 1991: 102-103, 161). Van de grote *Quetzalcoatlus* wordt over het algemeen aangenomen dat het een aaseter was, hoewel sommige paleontologen denken dat zijn voedsel bestond uit krabben en dergelijke (Wellnhofer, 1991: 144). *Dsungaripterus* en *Phobetor* worden gezien als dieren die zich voeden met mollusken en krabben, op basis van hun knobbelige tanden (Wellnhofer, 1991: 160). Recente waarnemingen suggereren echter dat de tanden zijn afgebroken en dat boven op de knobbels scherpe puntige delen hebben gezeten (pers. com. Dr. E. Frey, Karlsruhe). Als dit zo is, is het onwaarschijnlijk dat de dieren hard voedsel hebben gegeten: vlees of vis is dan meer voor de hand liggend. Dus ondanks de handicap van het incomplete fossiele bestand is er toch een vrij grote variëteit aan voedsel. Er is overigens nog geen melding gemaakt van vleesetende pterosauriërs en ook niet van bloedzuigers, alhoewel de twee voortanden van *Coloborhynchus* dit wel doet vermoeden ... (fig. 25).

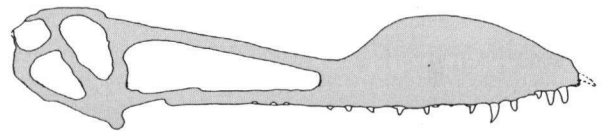


Fig. 25 *Coloborhynchus* bezat twee tanden, op de voorzijde van de bovenkaak geplaatst, die naar voren en beneden staken.

Coloborhynchus' first teeth were placed at the anterior side of the upper jaw and pointed forwards and downwards.

Discussie

Wat kunnen we nu met het naast elkaar zetten van vleermuizen en vliegende reptielen? Voorzichtig kunnen we een aantal dingen concluderen. Als eerste de vraag of het verstandig is naar vleermuizen te kijken met betrekking tot pterosauriërs. Het antwoord is ja. Pterosauriërs zijn, samen met vleermuizen en vogels, de enige gewervelde dieren die voor het luchtruim hebben gekozen. Dat alleen al geeft genoeg reden. Ik denk alleen maar aan de problemen die de dieren hebben moeten overwinnen om airborne te worden. Daarnaast moeten we ons goed realiseren, en ik heb dat al proberen aan te geven, dat vliegende reptielen helemaal niet zo 'reptiel' zijn en een beetje tussen zoogdieren, reptielen en vogels in hangen. En daar van deze drie de vliegende reptielen als enige zijn

uitgestorven, moeten we van die eigenschappen die pterosauriërs gemeenschappelijk hebben of juist niet gemeenschappelijk hebben met één van de andere twee, leren om het beeld van deze intrigerende, uitgestorven dieren zo compleet mogelijk te krijgen. Wat zijn bijvoorbeeld de voor- en nadelen van zo'n vlieghuid. Ook met betrekking tot deze vraag kunnen we veel van vleermuizen leren. Voor wat betreft de vergelijking met vleermuizen geldt ook dat het interessant is de enorme diversiteit onder de loep te nemen en wat de redenen en oorzaken zijn dat deze dieren zo'n enorme diversiteit hebben kunnen bereiken. En daarna onderzoeken of deze mechanismen ook voor vliegende reptielen golden of konden gelden. Dit geldt niet alleen voor vleermuizen maar ook voor vogels. Ook onze huidige reptielen (en misschien zelfs dinosauriërs, die volgens Bakker (1986: 293 e.v.) nauw verwant zijn aan pterosauriërs) mogen niet zonder meer afgewezen worden als vergelijkingsmateriaal.

Het is overbodig te zeggen dat voorzichtigheid geboden is met het vergelijken van uitgestorven en niet-uitgestorven dieren, maar ook met dieren die behoren tot verschillende ordes. Belangrijk is wel dat er meer vondsten van pterosauriërs gedaan worden die gedetailleerd gepubliceerd worden want er zijn nog vele vragen over deze meest bijzondere en uitzonderlijke groep prehistorische dieren die (nog) niet op een bevredigende manier beantwoord kunnen worden.

Het is al met al niet zo vreemd dat men vliegende reptielen aanziet voor uitgestorven vleermuizen, want zoals we gezien hebben leken de dieren meer op vleermuizen dan op vogels. En het uiterlijk, en dan met name de meest karakteristieke kenmerken (vlieghuid, haar), is blijkbaar het belangrijkste. Dat daarnaast nog meer karakteristieken doen denken aan zoogdieren, zoals we ook hebben gezien, staat hier los van want dit is niet aan een afbeelding, die men doorgaans alleen maar heeft, te zien. Voor het weten van deze andere zoogdierachtige kenmerken moet men studie verrichten van de fossielen of literatuur naslaan en dit is meestal niet gedaan. Vliegende reptielen staan ergens tussen vogels, reptielen en zoogdieren in; alleen deze observatie al, kan de titel met een 'ja, het is begrijpelijk', beantwoorden.

Dankbetuiging

Mijn dank gaat uit naar Dr J. de Vos, die mij de gelegenheid heeft gegeven zowel pterosauriërs van Teylers Museum, Haarlem, als de exemplaren van Naturalis, Leiden te bestuderen. Tevens wil ik hem bedanken voor het doornemen van de tekst. Dr E. "Dino" Frey, Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, wil ik noemen voor de keren dat ik de collectie in Karlsruhe heb bezocht, voor de discussies en voor het mogen gebruiken van niet gepubliceerd materiaal.

Literatuur

- Augusta, J. & Z. Burian., 1961. Flugsaurier und Urvogel. Praag: Artia, 105 pp.
- Abel, O., 1925. Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere. Jena: G. Fischer, 327 pp.
- Altringham, J.D., 1996. Bats: biology and behaviour. New York: Oxford University Press Inc., 262 pp.
- Bakker, R.T., 1988. The dinosaur heresies. Londen: Penguin Books, 482 pp.
- Buckland, W., 1836. Geology and mineralogy, considered with reference to natural theology, I: 224-225, Vol. 5: Bridgewater treatises on the power, wisdom and goodness of God as manifested in the creation: Londen.
- Collini, C.A., 1784. Sur quelques Zoolithes du Cabinet d'Histoire naturelle de S.A.S.E. Palatine et de Bavière, à Mannheim. Acta Acad. Theodoro-Palatinae Mannheim, 5, pars physical, 58-103.
- Cuvier, G., 1809. Mémoire sur le squelette fossile d'un Reptil volant des environs d'Aichstedt, que quelques naturalistes ont pris pur un oiseau, et donc nous formons un genre de Sauriens, sous le nom de Ptero-Dactyle. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris, 13, 424.
- Desmond, A.J., 1978. De warmbloedige dinosauriërs. de Fontein bv. Baarn, 229 pp.
- Edinger, T., 1927. Das Gehirn der Pterosaurier. Zeitschr. Anat. und Entwicklungsgesch., 83 (1/3), 105-112.
- Gardiner, B., R.J.G. Savage, B. Cox & D. Dixon., 1989. Encyclopedie van dinosauriërs en andere prehistorische dieren. M & P bv. Weert, 312 pp.
- Norman, D., 1985. The illustrated encyclopedia of dinosaurs. Crescent Books, New York 208 pp.
- Padian, K., 1984. 'The origin of pterosaurs', in W.-E Reif and F. Westphal, eds., Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, 163-168, Attempto Verlag, Tübingen.
- Padian, K. & K.I. Warheit, 1989. Morphometrics of the pterosaur wing: one sharp division, few trends. J. Vert. Pal., 9, 3, 35A.
- Seeley, H.G., 1864. On the pterodactyle as evidence of a new subclass of Vertebrata (Saurornia). Rep. Brit. Asc. Scient., 34th meeting: 69.
- Sharov, A.G., 1971. New flying reptiles from the Mesozoic of Kazakhstan and Kirgizia. Academia Nauk, Pal. Inst., Trudy, 130, 103-113 (Russisch).
- Shipman, P., 1998. Taking wing: *Archaeopteryx* and the evolution of bird flight. Weidenfeld & Nicholson, Londen 336 pp.
- Soemmerring, S.T. von, 1812. Über einen *Ornithocephalus*. Denkschr. Akad. Wiss. München, math.-phys. Classe 3, 89-158.

Unwin, D.M. & N.N. Bakhurina, 1994. *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus. *Nature*, 371, 62-64.

Urlichs, M., R. Wild & B. Ziegler, 1994. Der Posidonien-Schiefer des unteren Juras und seine Fossilien. *Stuttgarter Beitr. Naturk., C*, 36. Stuttgart: SMNS & GFN, 95 pp.

Wellnhofer, P., 1991. The illustrated encyclopedia of pterosaurs. Crescent Books, New York 192 pp.

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. *Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol.*, 31, 89-106.

Adres van de auteur:

A.J. Veldmeijer
Delftlaan 457 III
2025 LZ Haarlem
e-mail: veldmeijer@hetnet.nl