

Over de voortbeweging in de azhdarchidae (pterosauria)



Naam: Tamara van den Berg
S1681869
Instelling: Rijksuniversiteit Groningen
Biologisch Centrum
Kerklaan 30
9751 NN Haren

Begeleider: de Vos, J.
Instelling: Naturalis
Darwinweg 2
2333 CR Leiden

Datum: Zomer 2010

Inhoudsopgave

Samenvatting	3
Hoofdstuk 1 Inleiding.....	3
Hoofdstuk 2 Pterosauriërs	4
Hoofdstuk 2.1 Ontwikkeling	5
Hoofdstuk 2.2 Beschrijving azhdarchidae.....	7
Hoofdstuk 3 Voortbeweging in vlucht	7
Hoofdstuk 3.1 Albatrossen	8
Hoofdstuk 3.2 Ribbenkast, ademhaling en zuurstofdistributie	9
Hoofdstuk 3.3 Schedels, hersenen en informatieverwerking	11
Hoofdstuk 4 Voortbeweging op land	11
Hoofdstuk 4.1 Afdrukken.....	12
Hoofdstuk 4.2 Op de grond of niet.....	14
Hoofdstuk 5 Conclusie en discussie.....	17
Hoofdstuk 5.1 Vliegen	17
Hoofdstuk 5.2 Lopen op twee poten	18
Hoofdstuk 5.3 Lopen op vier poten.....	18
Hoofdstuk 5.4 Conclusie	19
Referenties.....	20

Afbeelding voorblad

3 Azhdarchidae op de grond

Copyright by Mark Witton, uit Witton & Naish, 2008.

Samenvatting

De voortbeweging van azhdarchiden staat al jaren fel ter discussie. Deze veelal gigantische pterosauriërs hebben zich gedurende het Jura over de hele wereld verspreid. Hun anatomie is zo mogelijk nog opvallender dan het formaat (Quetzalcoatlus northropi en Hatzegopteryx thambena halen een spanwijdte van 10 meter of meer). Met hun enorme kop, stugge nek, relatief korte vleugels, kleine lichaam en lange dunne achterpoten is het nog steeds een raadsel hoe ze zich het grootste deel van hun tijd verplaatsten. Ze hebben vleugels, het unieke bot pteroid, luchtzakken en aanpassingen in de ribbenkast om te kunnen vliegen. Maar tegelijk ook één grote beperking: hun formaat. Het alternatief is een leven op de grond. Er zijn afdrücken gevonden van pterosauriërs en mogelijk azhdarchiden die wijzen op een voortbeweging op vier poten. Tevens zijn er wetenschappers die beargumenteren dat een dergelijke voortbeweging heel goed past bij de levenswijze van azhdarchiden. Dit wijst op een ontwikkeling waarbij zowel vliegen als lopen ergens een belangrijke rol gespeeld hebben.

Hoofdstuk 1 Inleiding

In de 18^e eeuw werd een tot dan toe onbekend fossiel uit Solnhofen, Duitsland beschreven door de natuurvorser Cosimo Collini. Het organisme had een enorme kop, twee voorpoten die uitliepen in lange dunne botjes en een kort staartje. Hij vergeleek het met vogels, vleermuizen en meer, maar kon het bij geen van alle plaatsen. Pas jaren later herkende Georges Cuvier het als een reptiel. Hij interpreteerde de lange dunne botjes aan de uiteinden van de voorpoten als lange dunne vingerkootjes, en concludeerde dat er een membraan langs gespannen had moeten zijn. Uiteindelijk gaf Cuvier het wezen de naam “Ptero-dactyle”, ruw vertaald als “gevleugelde vinger” (Wellnhofer, 1991).

In de daaropvolgende jaren werden wereldwijd nog veel meer fossielen van de gevleugelde reptielen gevonden. Sommige zo klein als een gemiddelde vogel, met een lange staart en scherpe tandjes. Andere gigantisch, maar zonder staart, zonder tanden, en met een enorme kam op de kop. Op een gegeven moment werden er zelfs pootafdrukken gevonden die werden toegeschreven aan deze “pterosauriërs”. De interpretaties van de levenswijze van deze dieren liepen ook uiteen, maar de meeste paleontologen zagen ze als vliegers (Wellnhofer, 1991).

Volgens Unwin (1999) werden pterosauriërs nog jarenlang afgebeeld als een soort vleermuizen. Met een membraan dat zowel met de vleugelarmen en aan de achterpoten verbonden is. Dit werd echter gezien als beperkend tijdens de voortbeweging, vooral op het land. Daardoor ontstond vanaf de tachtiger jaren een vernieuwd beeld (Unwin, 1999). Pterosauriërs zouden meer hebben geleken op vogels, rechtop staan, met smalle membranen alleen verbonden met de vleugelarm en het lichaam en met gespreide tenen om goed te kunnen lopen. De eerder gevonden afdrücken, die wijzen op een verplaatsing op vier poten, werden toegewezen aan een krokodilachtige (Padian & Olsen, 1984).

Maar al snel bleken de tegenstrijdige punten niet meer te negeren (Unwin, 1999). Zo zouden het bekken en het heupgewricht helemaal niet gevormd zijn om een pterosauriër rechtop te laten staan. De lange falanxen in de voeten konden ook niet zoals bij vogels gespreid worden. Sindsdien is de discussie weer opgelaaid. Als ze niet liepen als vogels, hoe dan wel?

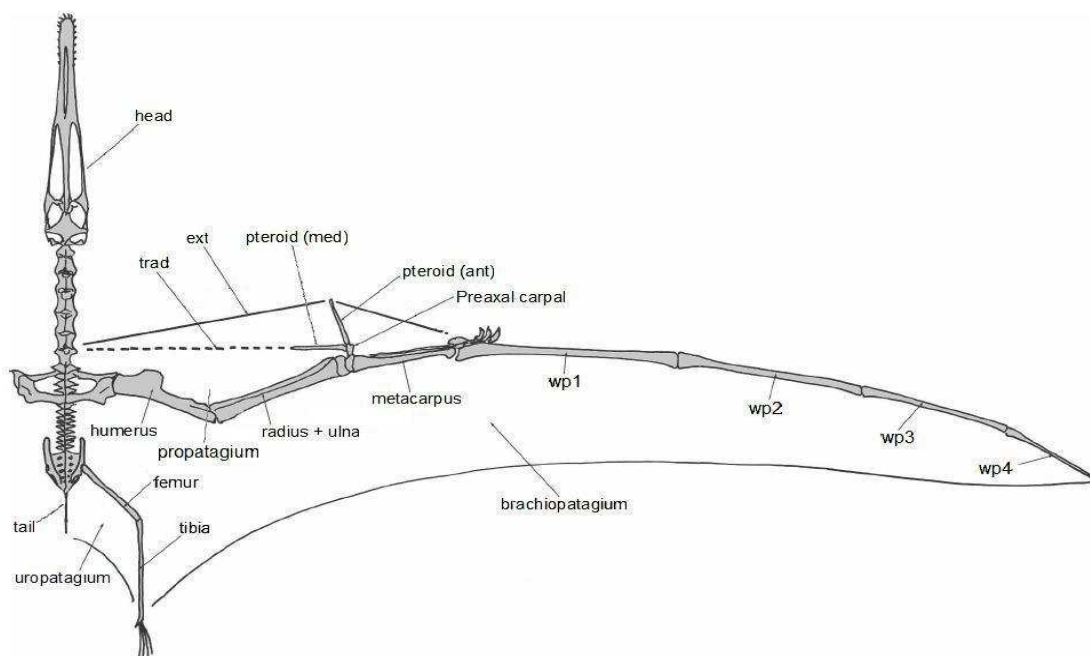
Voor de meeste kleine pterosauriërs staat wel vast dat ze hebben kunnen vliegen (Wellnhofer, 1991), maar het is nog onduidelijk hoe ze zich op de grond voortbewogen. Liepen ze rechtop op twee poten (Wellnhofe, 1991; Unwin, 1999), of kropen ze voort op vier (Witmer *et al.*, 2003). Voor de grotere pterosauriërs, met name de azhdarchiden, bestaat echter nog discussie over het vliegen. Volgens veel auteurs zouden ze veel te groot en te zwaar zijn (Henderson, 2010; Sato *et al.*, 2009), terwijl anderen zeggen dat er aanpassingen zijn in het skelet (Claessens *et al.*, 2009) en de hersenen (Witmer *et al.*, 2003; Unwin, 2003) die erop wijzen dat grote pterosauriërs wel degelijk konden vliegen. Daarnaast zijn er sporen gevonden die erop wijzen dat azhdarchiden ook op de grond hebben gelopen (Hwang *et al.*, 2002), en duidt de ecologie op een leven op de grond (Witton & Naish, 2008).

Hieronder volgt eerst een introductie van pterosauriërs waarin de fylogenie kort behandeld wordt voor een beter algemeen begrip. Daarna volgen de anatomische kenmerken van pterosauriërs in het algemeen, en de belangrijkste voor azhdarchiden in het bijzonder. In de volgende twee hoofdstukken wordt een beeld geschetst van de voor- en tegenargumenten voor de verschillende manieren van voortbewegen (vliegen en lopen) bij azhdarchiden, en soms met uitstapjes naar andere groepen. In het laatste hoofdstuk wordt aan de hand van de informatie en de anatomische kenmerken een conclusie gevormd op de vraag: hoe hebben azhdarchiden zich nu voortbewogen?

Hoofdstuk 2 Pterosauriërs

Pterosauriërs leefden gedurende het mesozoïcum, van ongeveer 220 tot 65 miljoen jaar geleden. De oudste behoren meestal tot de rhamphorhynchoids, veelal kleine pterosauriërs. Gedurende het Jura ontstaan de bekendere en meestal grotere pterodactyloids. In de ongeveer 150 miljoen jaar van hun bestaan hebben ze zich meer dan eens over vrijwel alle continenten van de hele wereld verspreid.

Pterosauriërs staan bekend om hun opvallende anatomie. Ze hebben een naar verhouding meestal grote kop met veelal een lange bek en grote oogkassen. De nek is lang, van flexibel tot stevig. De humerus, radius en ulna zijn eveneens lang, maar de vleugelarm wordt nog verder verlengd met een uigegroeide metacarpus uit de hand. Van de vier vingers dient de laatste als verlenging van de arm. Hierlangs is een membraan gebonden. De drie overgebleven kleine en geklauwde vingers bevinden zich tussen de metacarpus en de vierde vinger (figuur 1). Ter hoogte van de radius, ulna en metacarpus bevindt zich het unieke pteroid. Alleen pterosauriërs hebben het. Het was verbonden met het voorste membraan en had waarschijnlijk een belangrijke functie tijdens het vliegen (Wilkinson *et al.*, 2006; Bennett, 2007 en Palmer & Dyke, 2010). Het lichaam is naar verhouding erg klein met vertebrale en sternale ribben. In de buik bevinden zich gastralia, buikribben. De achterpoten bestaan uit een lange, dunne femur en tibia. De staart is bij de rhamphorhynchoids lang (uitzondering *Anurognathus*, Bennett, 2007) en verkort bij de pterodactyloids (Lü *et al.*, 2010).



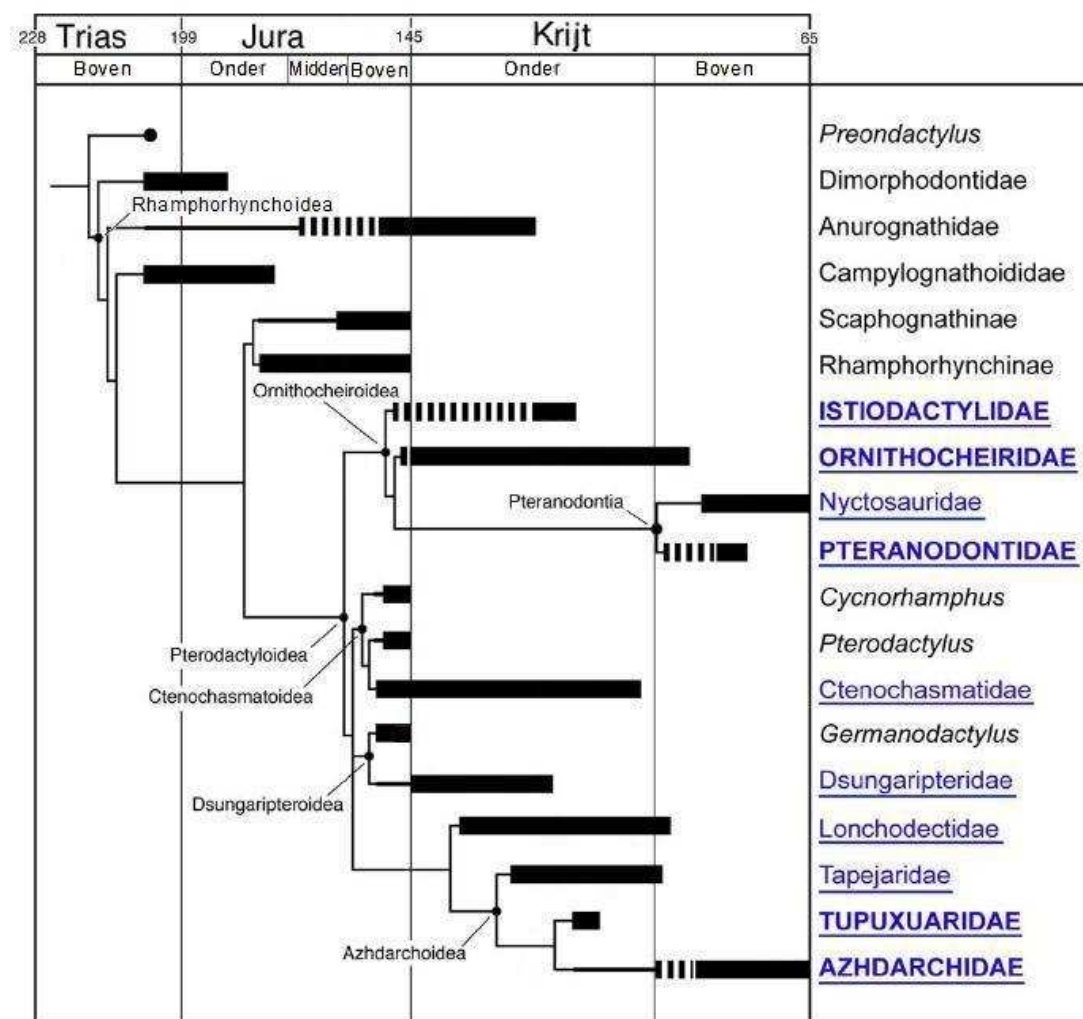
Figuur 1: Anatomische kenmerken getoond met *Anhanguera* (ornithocheiroid). De pteroid is getoond in twee mogelijke houdingen (mediaal en anterior) met de bijbehorende vorm van het propatagium (traditioneel en extended). wp staat voor wing falanx 1-4. Hier is het brachiopatagium aan verbonden. Het andere einde van dit membraan zit aan het lichaam, en mogelijk ook aan de achterpoten (hier getoond). Het bestaan van het uropatagium wordt ook door sommige auteurs betwist. Hier omvat het uropatagium ook de staart. Indien dat niet gebeurt wordt het membraan cruropatagium genoemd. Bewerkte versie van de afbeelding uit Bennett, 2007.

Over de vorm van de vleugels is nog veel discussie. In het meest simpele model (niet getoond), zit het eerste membraan propatagium aan de voorkant van het vleugelmembraan en aan het lichaam. Het tweede veel grotere membraan brachiopatagium zit vast aan de achterkant van de vleugelarm en het lichaam. In figuur 1 zit het brachiopatagium ook vast aan de achterpoten, soms zo diep als de enkels. Tussen de achterpoten zit in het simpele model geen membraan. In de uitgebreidere zit daar het cruropatagium of het uropatagium (ook verbonden met de staart). Verderop wordt verder niet ingegaan op deze verschillen, tenzij de auteurs dat zelf ook doen.

Als hieronder gesproken wordt over basaal/primitief en ontwikkeld, dan wordt daarmee bedoeld dat de pterodactyloids in vergelijking de meer ontwikkelde vorm zijn, tegenover de primitievere rhamphorhynchoïds.

Hoofdstuk 2.1 Ontwikkeling

Pterosauriërs waren de eerste vertebraten die vlogen. Unwin (2006) redeneerde dat de eerste vliegers ontstaan moeten zijn uit kleine, op 4 poten rondlopende reptielen. Deze zouden vervolgens een membraan hebben ontwikkeld aan de zijkant van het lichaam, waarna de eerste aanpassingen voor actieve vleugelslag ontstaan moeten zijn. Deze nieuwe bewegingen resulteerden in aanpassingen in de botten en gewrichten en een energierijk dieet.



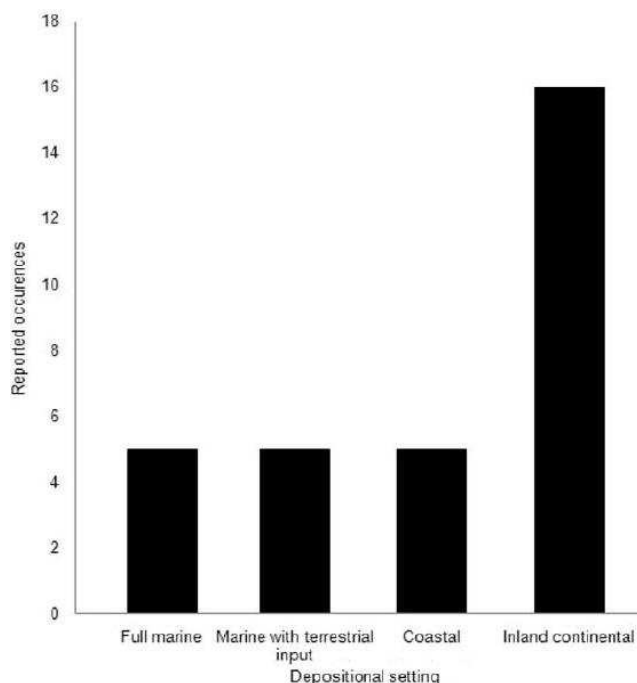
Figuur 2: Fylogenie van pterosauriërs. Clades waarin minimaal één soort een spanwijdte van 2,5 meter behaalde zijn blauw onderlijnd. Clades met soorten die een spanwijdte van 5 meter behaalden zijn in hoofdletters. Bewerkte versie van de afbeelding uit Claessens *et al.*, 2009.

In de loop van het Jura behoorden vrijwel alle pterosauriërs tot de rhamphorhynchoidea (Unwin, 2006). Een grote en diverse groep reptielen die er meerdere levenswijzen op na hielden. Sommige waren insectivoren, andere zogenaamde “skim-feeders” of piscivoren. De meeste rhamphorhynchoidea waren klein, al bereikten enkele een spanwijdte van meer dan twee meter (Wellnhofer, 1991). Volgens Unwin (2003; 2006) waren het goede vliegers, maar op de grond waarschijnlijk onbeholpen.

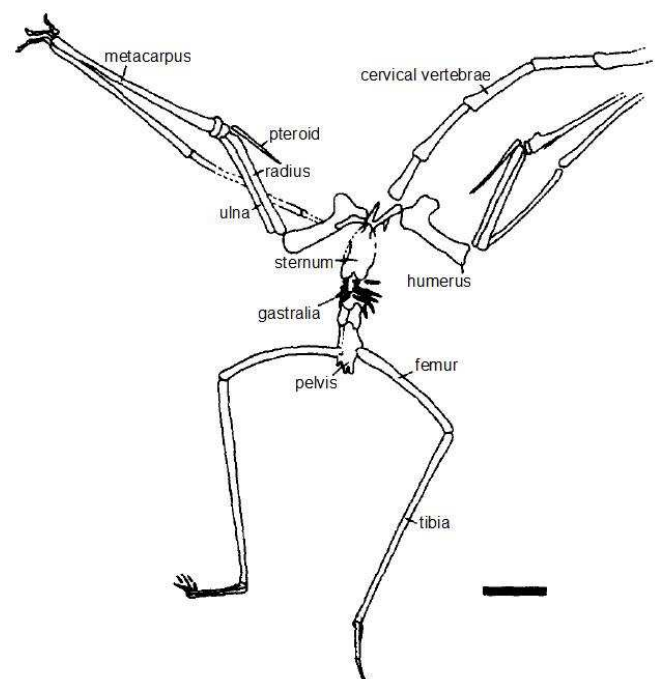
Gedurende het Jura ontwikkelde een tak rhamphorhynchoïds zich tot de pterodactyloïds. Een ontwikkeling die volgens Unwin (2006) het gevolg was van de beperkingen van rhamphorhynchoïds: nadelige voortbeweging op het land. De nieuwe pterodactyloïds zouden daar beter uit de voeten kunnen. Zodra de nieuwe vormen zich over de hele wereld verspreid hebben, wordt duidelijk dat zij de niches gaan vullen waar de oppervlaktevoeders en insectivoren rhamphorhynchoïds niet bij konden.

Er worden vier clans van pterodactyloïds erkend. Ctenochasmatoïds (filter feeders), dsungaripteroids (clam-crushers), ornithocheiroids (bijvoorbeeld de bekende *Anhanguera santanae*) en de azhdarchoïds (figuur 2). Vooral de laatste komt pas echt tot ontwikkeling in de loop van het Krijt. Ondertussen zijn de rhamphorhynchoïds nog niet uitgestorven. Enkele soorten blijven voor nog onbekende tijd naast de pterodactyloïds bestaan. Aan het eind van het vroege Krijt verdwijnen echter de meeste ctenochasmatoïds, dsungaripteroids en ornithocheiroids weer. Ze worden vervangen door de pteranodontia en de azhdarchiden (Unwin, 2006).

Wanneer 80 miljoen jaar geleden ook de meeste pteranodontia verdwijnen blijven de azhdarchiden als enige naast de nyctosauridae over. Vervolgens gaan de azhdarchiden zich over de hele wereld verspreiden. Ze worden teruggevonden op vrijwel elk continent en in alle gebieden van de kust tot het binnenland (Unwin, 2006; figuur 3).



Figuur 3: Vondstlocaties van azhdarchide fossielen. Het bereik loopt van zee tot binnenland, met de meeste vondsten in het binnenland, hoewel daar de kans op het vinden van fossielen kleiner zou zijn (Witton & Naish, 2008). Afbeelding uit Witton & Naish, 2008.



Figuur 4: Tekening van het azhdarchide fossiel *Zhejiangopterus linhaiensis*. Bewerkte versie van de afbeelding uit Cai & Wei, 1994.

Hoofdstuk 2.2 Beschrijving azhdarchidae

Ondanks de verspreiding over de hele wereld is de basisanatomie van de azhdarchiden hetzelfde (Unwin, 2006). Ze hebben geen van alle tanden, naar verhouding korte vleugels, stugge, lange nekvertebrae en opvallend lange achterpoten (Witton & Naish, 2008; figuur 4). Volgens Unwin (2006) zou dat duiden op een terrestriaal leven.

De kleine exemplaren hadden een spanwijdte van 1 à 2 meter, maar de meeste haalden de 5 meter wel. Drie soorten zouden een spanwijdte van 12 meter hebben bereikt, het maximum bij pterosauriërs (Buffetaut, 2002; Unwin, 2006). Daarnaast verschillen de skeletten op kleine, maar cruciale punten. Unwin ziet dit als verklaring van het feit dat ze overal ter wereld worden teruggevonden, en vermoedt dat de azhdarchiden op deze manier veel verschillen levenswijzen hadden.

In 2006 waren volgens Unwin de volgende azhdarchiden bekend:

- *Arambourgiania philadelphiae*
- *Azhdarcho lancicollis*
- *Hatzegopteryx thambena* (spanwijdte van 12 meter, Buffetaut, 2002)
- *Montanazhdarcho minor*
- *Phosphatodraco mauritanicus*
- *Quetzalcoatlus northropi* (spanwijdte tot 12 meter, Wellnhofer, 1991)
- *Quetzalcoatlus* sp. (mogelijk jeugdige vorm van *Q. northropi*, Wellnhofer, 1991)
- *Zhejiangopterus linhaiensis* (spanwijdte tot 3,5 meter, Unwin, 1997)

Sindsdien zijn er nog wel nieuwe vondsten gedaan (Averianov *et al.*, 2008; Ibrahim *et al.*, 2010), maar net als bij bovenstaande soorten gaat het vaak om slechts een aantal botten. Meestal de grote en stevige nekvertebrae en onderkaken. De azhdarchiden die verderop genoemd worden zijn *Quetzalcoatlus* en *Zhejiangopterus*.

Er zijn geen fossielen van azhdarchiden of pterosauriërs in het algemeen bekend jonger dan 65 miljoen jaar. Unwin (2006) vermoedt dat dit te maken heeft met het formaat van alle op dat moment bekende pterosauriërs. Zij waren allemaal groot. Dit resulteerde in een lagere diversiteit, kleinere populaties en een langere reproductietijd (Alexander, 1998; Unwin, 2006).

Hoofdstuk 3 Voortbeweging in vlucht

Er heerst nog veel discussie over de vliegcapaciteiten van de (grote) azhdarchiden. Auteurs als Sato *et al.* (2009) betwijfelden of de grote azhdarchiden met hun enorme massa en spanwijdte überhaupt nog in staat waren tot actieve vleugelslag of zweefvluchten. Daarom hebben ze metingen gedaan bij onder andere albatrossen. Claessens *et al.* (2009) zoeken uit in hoeverre het ademhalingssysteem van pterodactyloïds aangepast was om te vliegen, terwijl Witmer *et al.* (2003) het antwoord zoeken in de schedels van twee soorten pterosauriërs.

Hoofdstuk 3.1 Albatrossen

Sato *et al.* (2009) vergeleken grote pterosauriërs met de albatrossen uit hun onderzoek. De grootste onder deze vogels wegen ongeveer 12 kg en hebben een spanwijdte van meer dan 3 meter. Omdat ze daarnaast in staat zijn om enorme afstanden af te leggen in dynamische zweefvlucht werden ze gebruikt als vergelijkingsmateriaal met grote pterosauriërs.

De 26 albatrossen en petrellen gebruikt voor het onderzoek behoorden tot vijf verschillende soorten met een gemiddeld gewicht tussen 0,6 en 9,4 kg. Gemeten zijn onder andere het aantal vleugelslagen over de tijd van vertrek tot aankomst (in Hz) en de massa van de vogels. De vogels vertoonden twee vormen van vliegen. Een snelle slag bij vertrek, en een langzame slag tijdens de zweefvluchten. Regressielijnen werden berekend voor deze hoge en lage frequenties, en uitgezet tegen de lichaamsmassa. Vervolgens zijn beide lijnen geëxtrapoleerd naar een grotere biomassa. Het intersectiepunt lag bij 41 kg, (95% betrouwbaarheidsinterval 26 - 75 kg), waar de auteurs een bijbehorende spanwijdte van 5,1 meter aan toekennen. Aan de hand van deze gegevens concludeerden de auteurs dat een albatros zwaarder dan 41 kg niet meer geschikt is om te vliegen, omdat de spieren niet voldoende kracht kunnen leveren onder slechte windcondities, en het organisme de snelheid niet meer kan verhogen.

De auteurs vergelijken deze uitkomsten met de gewichten van pterosauriërs, *Quetzalcoatlus northropi* in het bijzonder. Hoewel kleine en gemiddelde azhdarchiden volgens de auteurs ruim onder de 41 kg zaten, was *Q. northropi* een stuk groter. Zelfs als ze extreem slanke lichamen hadden, zouden ze volgens Sato *et al.* nog de benodigde spierkracht en vleugelslag missen. De schattingen voor *Q. northropi* lopen echter uiteen, beginnende met 64 kg. Dit valt nog ruim binnen de marge van 26 tot 75 kg. Maar recent gebruikte Henderson (2010) nog een uitgebreid computer model om de gewichten van pterosauriërs te schatten. Voor *Q. northropi* kwam hij zelf op een gewicht van 544 kg, waaruit hij los van Sato al de conclusie trok dat deze azhdarchide waarschijnlijk niet heeft kunnen vliegen. Hij verklaart de lage schattingen met het bij wetenschappers heersende idee dat azhdarchiden gevlogen moeten hebben. Om die reden zou het gewicht makkelijker naar beneden bijgesteld worden.

Sato *et al.* (2009) gaan er dus vanuit dat grote pterosauriërs, zoals de azhdarchidae, in staat waren om te zweven zoals albatrossen dat nu nog doen. Dit is al een incorrecte vergelijking. Pterosauriërs hebben ten eerste al heel andere vleugels, waarvan de membranen ten tweede mogelijk heel anders hebben vastgezet (Unwin, 1999). Het is dan ook onwaarschijnlijk dat een pterosauriër van welk formaat dan ook, exact gevlogen zal hebben als een albatros. Vergelijkingen zullen dus altijd een grote marge hebben. Zeker als slechts 26 fylogenetische verwante vogels onderzocht zijn, met onderling erg uiteenlopende verschillen. Bovendien merkten de auteurs nog op dat de grotere soorten minder vaak de vleugels gebruikten. De kleine albatrossen zijn dus moeilijk te vergelijken met de grotere azhdarchiden.

Daarnaast zijn hoge schattingen als die van Henderson wel erg hoog. De kop is erg groot, maar grotendeels hol. Het lichaam is een stuk kleiner dan de kop en de rest is zo dun en licht mogelijk gebouwd met luchtzakken (figuur 4; figuur 11; Hoofdstuk 3.2). 544 kg is veel te hoog gegrepen. Bovendien zijn er azhdarchiden die maar half zo groot zijn als *Q. northropi*. Hoe staat het daar dan mee? Als *Q. northropi* al niet heeft kunnen vliegen, konden de kleinere azhdarchiden dat dan wel? Claessens *et al.* (2009) gaat dieper in de morfologie van andere pterodactyloïds en dat resulteert in een andere conclusie.

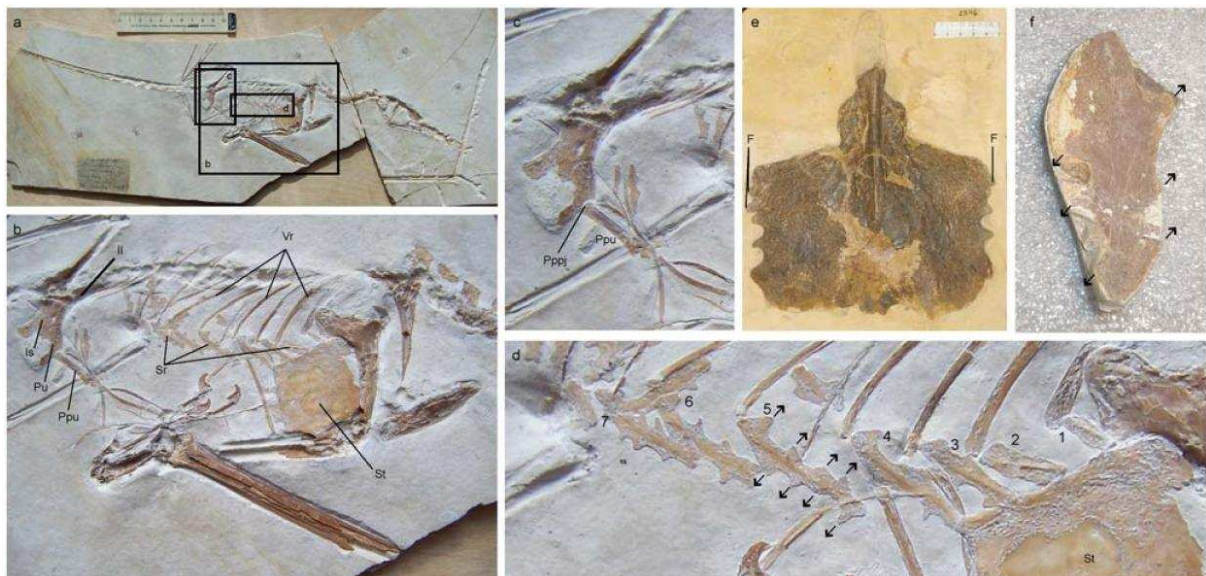
Hoofdstuk 3.2 Ribbenkast, ademhaling en zuurstofdistributie

Claessens *et al.* (2009) keken naar de anatomie en de morfologie van de basale *Rhamphorhynchus muensteri* en de meer ontwikkelde pterodactyloids *Pteranodon* en *Anhanguera santanae* (ornithocheiroïd). Het voornaamste object van het onderzoek was de ribbenkast, met als doel om uit te vinden hoe pterosauriërs hebben voldaan aan de hoge zuurstofbehoeftes van vliegers.

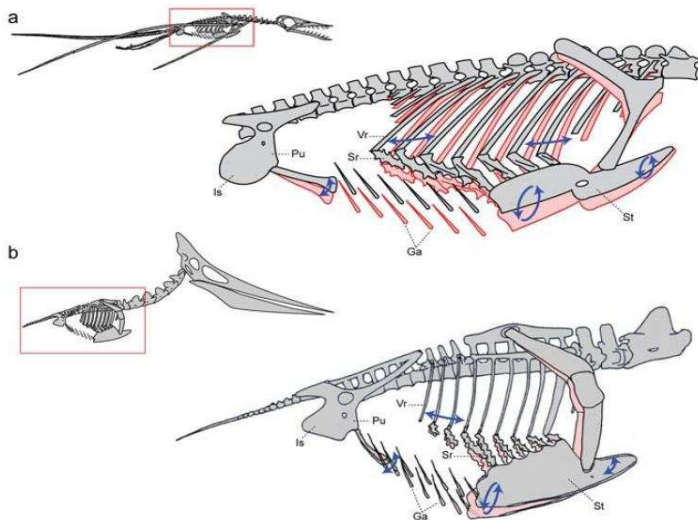
Er worden vier belangrijke aanpassingen gemeld. Zo verschillen de lengtes van de sternale ribben (figuren 5; 6), waardoor het sternum posterodorsaal zou hebben gelegen. Dit heeft effect op het uitzetten van de longen. Bij zowel *Pteranodon* als de veel primitievere *Rhamphorhynchus* zijn sternocostapophyses op de sternale ribben te zien. Vogels en een aantal theropoden hebben een soortgelijke aanpassing op de vertebrale ribben (Codd *et al.*, 2008; Tickle *et al.*, 2007). Volgens Claessens *et al.* verminderden deze de energie die de ademhalingsspieren nodig hebben. Daarnaast zijn bij veel pterodactyloids de vertebrale ribben verbonden met de vertebrae van de rug tot een stevig notarium. Deze immobiliteit reflecteert volgens de auteurs de stress die op de ribbenkast staat tijdens de vlucht.

De vierde aanpassing is gevonden bij *Anhanguera santanae*: kleinde ruimtes in de botten die duiden op luchtzakken, ofwel pneumatisatie (figuur 7). De met lucht gevulde ruimtes in de botten maken de botten lichter en leveren de mogelijkheid tot grote hoeveelheden van lokale gasuitwisseling. Hierdoor kan voldaan worden aan de hoge zuurstofbehoeftes van vliegende organismen.

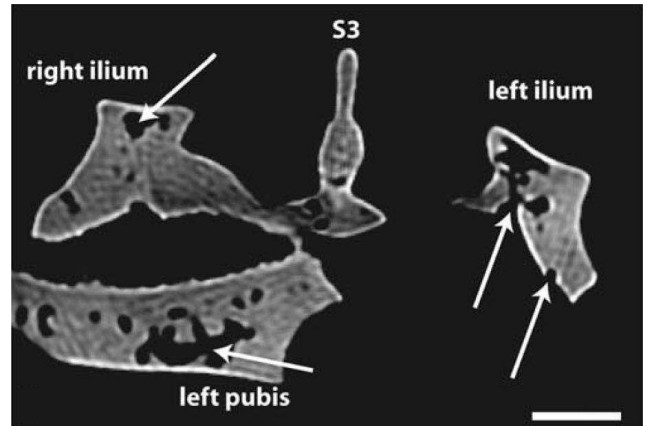
Pneumatisatie wordt vooral gevonden bij zowel ornithocheiroïds als azhdarchoïds, maar wel op verschillende locaties (Claessens *et al.*, 2009). De auteurs wijzen dan ook op de mogelijkheid dat dit systeem zelfs twee keer is ontstaan in pterodactyloids. Daarnaast zien ze een correlatie met grootte. Pneumatisatie zou nauwelijks voorkomen bij kleine pterosauriërs, maar des te meer bij de grotere groepen. Claessens *et al.* lijken er dan ook van overtuigd dat de sternocostapophyses, pneumatisatie en het notarium de basis gelegd hebben voor de ontwikkeling van de grootste vliegende vertebraten.



Figuur 5: Anatomie van *Rhamphorhynchus* (a-d) en *Pteranodon* (e-f). a: Geheel fossiel van *Rhamphorhynchus* met uitvergroete onderdelen. b-d: uitvergroete delen van a. d: sternale ribben 1-7. e: sternum en fragmenten van sternale ribben van *Pteranodon*. f: Sternale rib van *Pteranodon*. Belangrijke afkortingen: il: ilium, is: ischium, pu: pubis, sr: sternale rib, st: sternum, vr: vertebrale rib. Afbeelding uit Claessens *et al.*, 2009.



Figuur 6: Overzichtstekeningen van *Rhamphorhynchus* (a) en *Pteranodon* (b). Weergegeven zijn de bewegingen tijdens de ademhaling. ga: gastralia, is: ischium, pu: pubis, sr: sternale rib, st: sternum, vr: vertebrale rib. Bij *Pteranodon* is het notarium getekend. Afbeelding uit Claessens *et al.*, 2009.



Figuur 7: CT scan van *Anhanguera santanae*. Pijlen wijzen op de ruimtes met een andere dichtheid dan het bot, door Claessens *et al* geïnterpreteerd als luchtruimtes. Afbeelding uit Claessens *et al.*, 2009.

Bovenstaande aanpassingen zijn deels terug te zien in de fossielen. Bij *R. muensteri* (figuur 5) zijn de sternale ribben inderdaad verschillend van formaat. De hieruit beredeneerde conclusie dat het sternum posterodorsaal gelegen heeft, klinkt logisch, maar is niet te zien. Van *Pteranodon* zijn helaas alleen het sternum en een enkele sternale rib getoond. In een tekening met de ribbenkast van *Pteranodon* (figuur 5) is wel een grootteverschil te zien. De sternocostapophyses zijn zowel bij *Rhamphorhynchus* als *Pteranodon* in het ventrale deel te zien.

Het is logisch dat het stevige notarium en de sternocostapophyses elkaar niet tegenwerken. Het notarium zit in het dorsale deel van de ribbenkast, de sternocostapophyses in het ventrale deel. Logischerwijs vangt de rug dus de stress op, terwijl de benodigde beweging (op en neergaan van de ribbenkast) in het ventrale deel niet teveel energie kost door de aanwezigheid van de sternocostapophyses. Bij het groter worden van de pterodactyloids neemt ook de stress toe, waardoor het notarium pas vanaf die ontwikkeling noodzakelijk is, en dus niet aanwezig bij de rhamphorhynchoïds. *Tupuxuara*, nauw verwant aan de azhdarchiden, heeft een notarium (Claessens *et al.*, 2009). Wanneer ook de sternocostapophyses gevonden worden bij azhdarchiden, zijn deze eigenschappen goede aanwijzingen dat ze net als *Pteranodon* en andere pterosauriërs konden vliegen.

De holle ruimtes in de botten van *Anhanguera* zijn terug te zien in figuur 7. Deze ruimtes zijn aanzienlijk in vergelijking met het botmateriaal. Ervan uitgaande dat het getoonde materiaal werkelijk botmateriaal en niet al te zeer beschadigd is, lijkt het inderdaad te gaan om ruimtes waarin zich geen bot bevindt. Deze ruimtes kunnen in het verleden vocht en lucht bevat hebben. Met het oog op praktisch nut (minder gewicht, snellere gasuitwisseling) ligt lucht het meest voor de hand.

De auteurs meldden dat notaria bekend zijn van *Tupuxuara* en waarschijnlijk alle grote pterodactyloids. Ook voeren ze aan dat luchtzakken gevonden zijn bij azhdarchoïds (waaronder *Quetzalcoatlus*). Het enige element dat nu nog ontbreekt zijn de sternocostapophyses bij azhdarchiden. Wanneer deze ook gevonden worden (de afbeeldingen (figuur 4) uit Cai & Wei, 1994 laten te wensen over om het zelf uit te zoeken), hebben de azhdarchiden speciale aanpassingen gehad om te kunnen vliegen.

Hoofdstuk 3.3 Schedels, hersenen en informatieverwerking

Witmer *et al.* (2003) maakten een CT scan van de schedels van *Rhamphorhynchus muensteri* (Boven Jura, Duitsland) en *Anhanguera santanae* (begin Krijt, Brazilië). Om de hoek van de kop ten opzichte van het lichaam te bepalen, keken de auteurs naar de hersenen. Het “semi circular canal” zou parallel aan de horizon moeten zijn. Dat betekent voor de primitievere *R. muensteri* dat de kop ook horizontaal gericht is en het lichaam een kruipende houding zou hebben gehad. Voor de meer ontwikkelde *A. santanae* zou echter gelden dat de kop naar beneden gericht is, en het dier zelf een meer opgerichte houding heeft (Unwin, 2003). Om de kop onder deze hoek te ondersteunen tijdens de vlucht zou de nekbespiering zijn toegenomen.

Daarnaast zouden beide organismen een vergroot labyrint en flocculus hebben, in vergelijking met vogels. Dit is des te opmerkelijker, omdat vogels als gevolg van hun fylogenetische oorsprong al een groter gemiddeld brein hebben dan pterosauriërs. De extra vergrootte onderdelen worden vaak geassocieerd met evenwichtsgevoel, balans en acrobatie (labyrint) en coördinatie van ogen, hoofd en nek (flocculus). Samen met de houding, zou dit inhouden dat een visueel ingesteld roofdier beschikt over een betere coördinatie wat betreft vliegen en het vangen van prooien. Beide pterosauriërs worden geclassificeerd als vliegende viseters (Wellnhofer, 1991; Witmer *et al.*, 2003). Voor dergelijke organismen is een optimale bek-oog-kop coördinatie en beheerste vleugelslag noodzakelijk om vanuit vlucht een vis te vangen, wat de oorzaak van deze ontwikkelingen kan zijn.

Unwin (2003) voegt daar nog aan toe dat de vleugelmembranen juist erg fijn en complex waren, zoals ook is gevonden in de pterosaurius *Jeholopterus* uit China (Kellner *et al.*, 2010). Sensoren in de vleugelmembranen zouden veel informatie verzamelen over de omgeving en doorspelen naar de hersenen. Daar zouden met name de “floccular lobes” deze data verwerken, waardoor de pterosauriër snel met excellente vliegkunsten zou kunnen reageren op zijn omgeving.

Het gaat bij deze artikelen weliswaar niet direct om azhdarchiden, maar wel om aanpassingen die in zowel een primitieve als een meer ontwikkelde pterosauriër aanwezig zijn. Als deze in meerdere groepen gevonden worden, kan het gaan om een primitieve aanpassing, welke mogelijk nog steeds aanwezig is bij de azhdarchiden. Juist die opgerichte houding en de naar beneden gerichte kop van *A. santanae* zien we namelijk weer terug in tekeningen van azhdarchiden (figuren 11 en 12).

Overigens gaat het hier slechts om twee gescande schedels. Het zou zeer interessant zijn als deze techniek te herhalen is met de (bijna) intacte schedels (Witton & Naish, 2008) van de azhdarchiden om te kijken of bij hen dezelfde aanpassingen aanwezig zijn.

Hoofdstuk 4 Voortbeweging op land

Alexander keek in 1998 al of een azhdarchide als *Q. northropi* kon vliegen. Hij maakte gebruik van allerlei schattingen voor een *Pteranodon* van 7 meter, maar waarschuwt voor de vele onnauwkeurigheden van de schattingen zelf en de vergelijking. Volgens zijn berekening zou *Q. northropi* niet eens de grootst mogelijk vlieger zijn geweest. De beperkingen zouden niet liggen bij het vliegen, maar bij de moeilijkheden om van de grond af te komen.

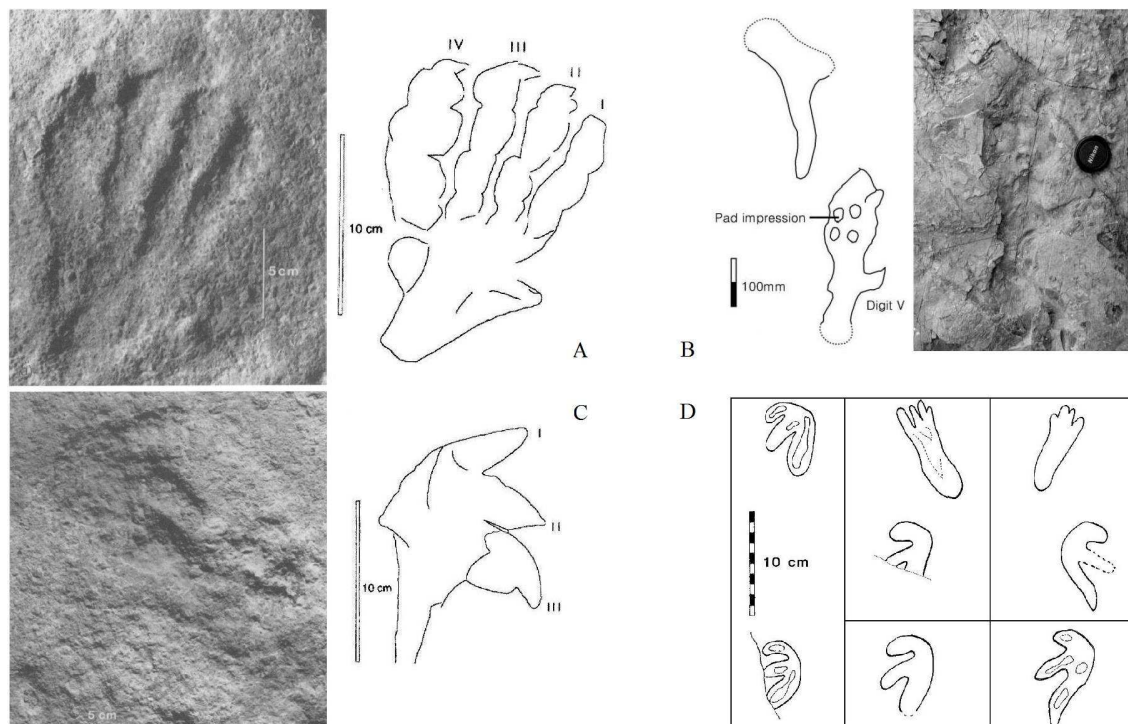
Naast het vliegen bestaat er de terrestriale optie, zoals Sato *et al.* (2009) al opperden. Konden ze zich, ondanks hun vleugels, inderdaad voortbewegen op het land? In dat geval moeten er afdrucken te vinden zijn van pterosauriërs die op de grond hebben rondgelopen. En als dat het geval is, wat voor levenswijze is daar dan aan gebonden? Witton & Naish (2008) gaan de mogelijke levenswijzen voor azhdarchiden af, en vormen een eenduidige conclusie.

Hoofdstuk 4.1 Afdrukken

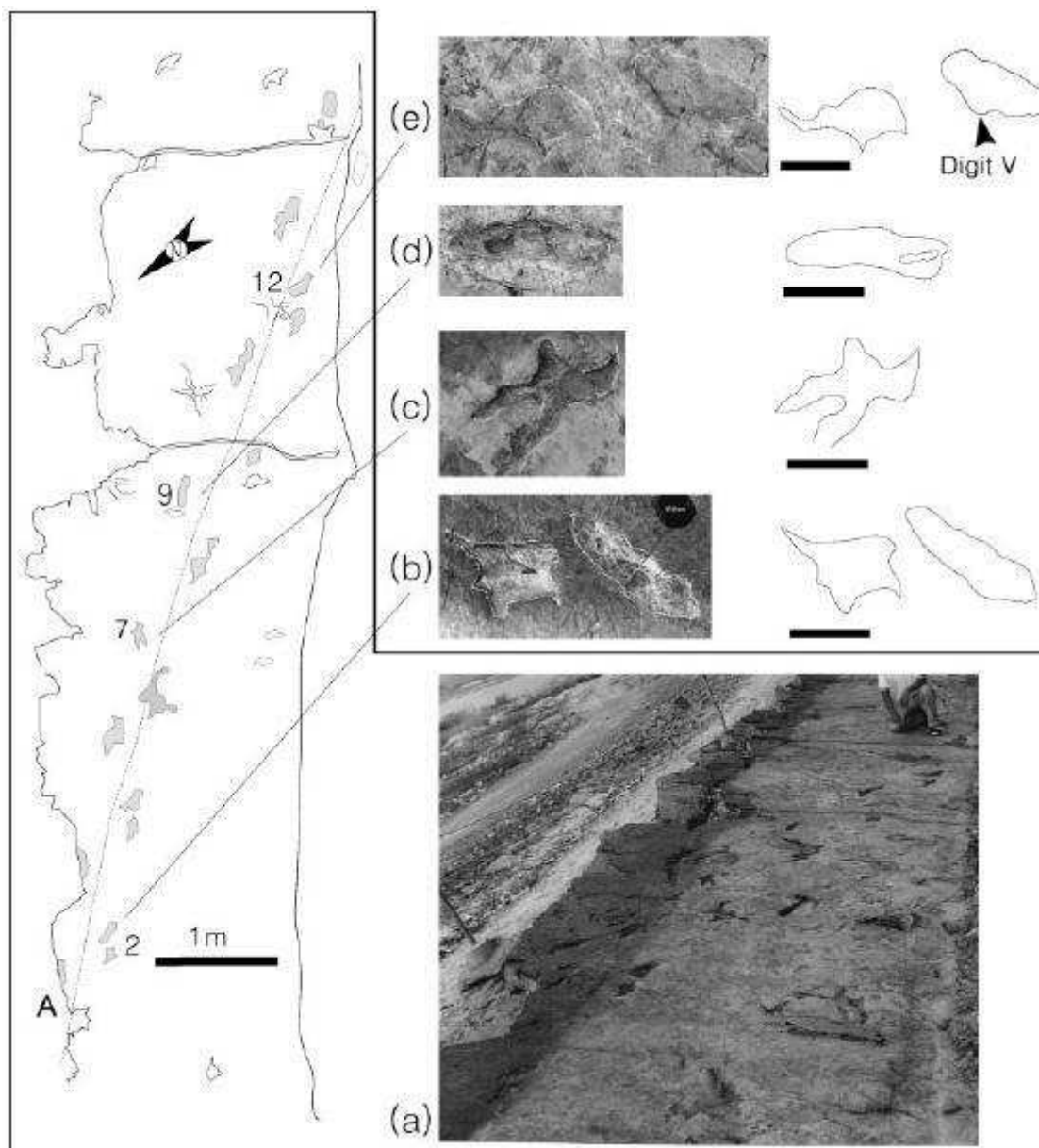
Als azhdarchiden, of pterosauriërs in het algemeen er inderdaad een (deels) terrestriale levenswijze op nahielden, moeten er sporen te vinden zijn. Indien zij rondgelopen hebben op twee poten zoals vogels, zullen er afdrukken van de achterpoten zijn. Wanneer ze echter op vier poten hebben rondgelopen, moet er nog een unieke afdruk bijkomen: die van de hand van de voorpoten. Hierin zouden onder andere de drie klauwen zichtbaar moeten zijn, zoals weergegeven in figuur 8. Dergelijke sporen zijn inderdaad gevonden. Helaas wisselt de staat van conservering en kwaliteit. Aan de hand van gepubliceerde foto's kunnen niet alle getekende details gevonden worden (bijvoorbeeld Wright *et al.*, 1997), of tekeningen zijn onderling verschillend (bijvoorbeeld Hwang *et al.*, 2002; figuur 10). In het artikel van Calvo & Lockley (2001) zijn niet eens foto's getoond, zodat de tekeningen niet gecontroleerd kunnen worden. Maar over het algemeen hebben ze dezelfde vorm, en gaat het steeds om vier poten. Als de afdrukken niet van pterosauriërs zijn, dan is de vraag waartoe ze wel behoorden.



Figuur 8: *Pterodactylus* met alle de vier poten op de grond en bijbehorende afdrukken. Afbeelding uit Unwin, 2006.



Figuur 9: Afdrukken van manus en pes. A: Foto en bijbehorende tekening van een pes uit Wright *et al.*, 1997. B: Foto en bijbehorende tekening van pes (en manus, zonder foto) uit Hwang *et al.*, 2002. C: Foto en bijbehorende tekening van manus uit Wright *et al.*, 1997. D: Tekeningen van afdrukken van manus, pes en combinaties, uit Calvo & Lockley, 2001.



Figuur 10: Overzicht en details van een trackway uit Korea. Overzichtsfoto en overzichtstekening van de trackway (a). Rechtsboven zijn detailfoto's en bijbehorende tekeningen getoond. De afdrukken zijn volgens de auteurs gemaakt door een azhdarchide. Afbeelding uit Hwang *et al.*, 2002.

De manus (hand van de voorpoot) heeft vaak eenzelfde vorm, al wisselen de details. Wat betreft de pes (voet van de achterpoot) zijn er wel verschillen op te merken (figuur 9).

Het is duidelijk dat het interpreteren en vergelijken van afdrukken als in de figuren 9 en 10 geen makkelijke klus is. Daarom moet er ook niet teveel waarde aan gehecht worden als het gaat om het onderling vergelijken van soorten (zoals in Hwang *et al.*, 2002). Hoewel de kwaliteit van de afdrukken en de afbeeldingen hierboven te wensen over laat, lijken er toch een aantal overeenkomsten te zijn. De algemene vorm van de manus is wel terug te vinden, al is het niet overtuigend. De verschillen in de pes zijn te verklaren als het gaat om verschillende soorten en het behoud en interpretatie van de afdrukken.

Hoofdstuk 4.2 Op de grond of niet

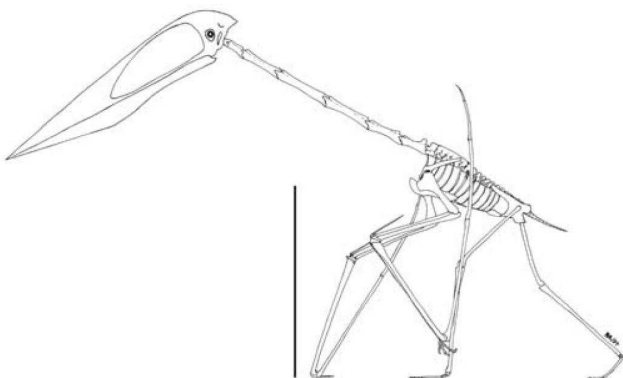
Afdrukken van pterosauriërs op vier poten zijn dus gevonden, al is de aard ervan te betwisten. Ervan uitgaande dat ze meer dan eens in hun leven op de grond kwamen, wat voor levenswijze hielden ze er dan op na? Witton & Naish (2008) vergelijken de (basis)anatomie van verschillende azhdarchiden met voornamelijk vogels. Zoals al vermeld, hebben azhdarchiden een grote en lange kop, lange dunne achterpoten, een stugge lange nek en naar verhouding korte vleugels (figuren 11; 12). Die ondanks de verkorting ten opzichte van andere pterodactyloids, een spanwijdte van 12 meter konden krijgen.

In een onderzoek naar de paar bekende (delen van) schedels van azhdarchide vonden de auteurs slechts een klein aantal zwakke spieraanhechtingen. Ze concluderen hieruit dat de kaken van azhdarchiden geen grote bijtkracht hadden, en dus niet geschikt waren voor het vangen van tegenspartelende of sterke dieren. De stugheid van de nekvertebrae zou te maken hebben met het grote formaat van de kop (Unwin, 2003; figuren 13; 14). Een stugge nek kan wel de klappen opvangen van spartelende prooidieren, dus zwakke bespiering hoeft nog niet een zwak geheel te betekenen.

Witton & Naish bekijken nog de mogelijkheid tot vliegen bij *Quetzalcoatlus* in het bijzonder. Daarbij lopen ze tegen dezelfde problemen aan als Sato *et al.* (2009), Alexander (1998) en Henderson (2010): lichaamsgewicht. Ook deze auteurs kunnen geen betrouwbare schatting van het gewicht geven. Ze proberen nog wel de vleugelmorfologie te vergelijken met vogels, maar lopen ook hier tegen de verschillen aan. Overigens gaan ze er vanuit dat hier het tot de enkels doorlopend brachiopatagium van toepassing is (figuur 1). Daarbij zouden azhdarchiden een verlengde pteroid hebben (Cai & Wei, 1994), wat ze geholpen zou hebben om ook onder minder goede weercondities op te stijgen.

De auteurs nemen een in Korea gevonden trackway van afdrukken als voorbeeld voor de vergelijking (Hwang *et al.*, 2002; hoofdstuk 4.1). Hoewel het hier niet zeker om azhdarchiden gaat, en er ook geen complete pes van een azhdarchide bekend is, zien ze hierin het bewijs dat azhdarchiden prima op land hebben kunnen lopen. Ze melden zelfs dat azhdarchiden prima hebben kunnen rennen.

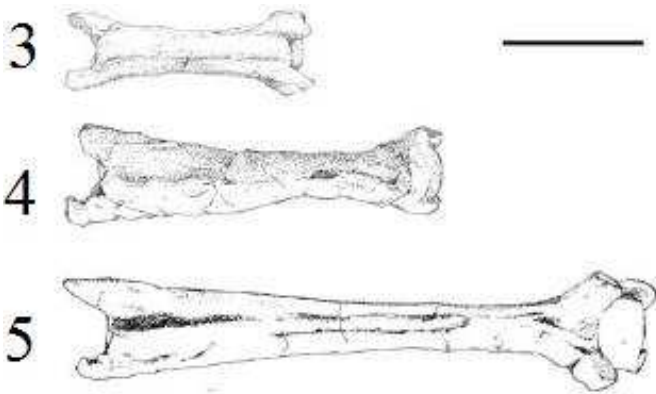
Andere argumenten voor een aangepast terrestriaal leven zijn de relatief lange ledematen, naar verhouding langer dan vrijwel alle andere pterosauriërs. De voorpoten zijn groter door de verlengde metacarpus (tegenover de verkorte vleugelfalanxen), welke nu eenzelfde verhouding heeft als bij de snelle hoefdieren (Witton & Naish, 2008). De achterpoten halen niet deze verhouding bij hoefdieren, maar de auteurs vinden dat geen reden om aan te nemen dat azhdarchiden niet konden rennen, of geen grote stappen konden nemen. Eigenlijk komen de auteurs maar één argument tegen voortbeweging op het land. De gemiddelde voetlengte (*Quetzalcoatlus*, *Zhejiangopterus*) zou veel kleiner zijn dan die van andere pterodactyloids. Dit zou echter alleen beperkend zijn voor zwemmen of waden en het lopen op zachte ondergrond. Azhdarchiden kunnen dus niet veel door het water gewaad hebben.



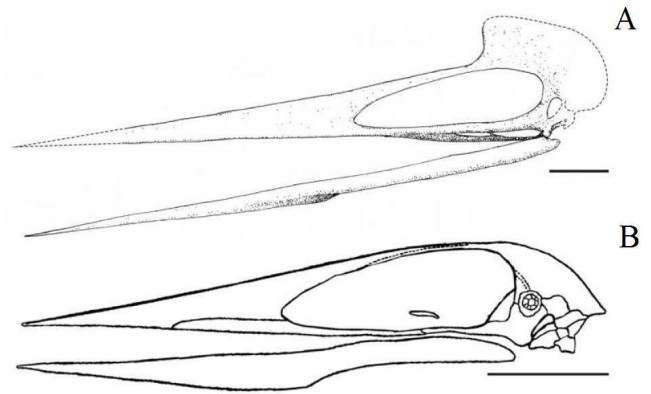
Figuur 11: Reconstructie van *Zhejiangopterus linhaiensis* gebaseerd op figuur 4 uit Cai & Wei, 1994. De meetlat is 50 cm. Afbeelding uit Witton & Naish, 2008.



Figuur 12: Reconstructie van de houding van een azhdarchide, mede aan de hand van de afdrukken uit Hwang *et al.*, 2002. De getoonde hoeken zijn a: 30°, b: 80°, c: 120°, d: 35°, e: 145°. afbeelding uit Witton & Naish, 2008.



Figuur 13: Nekvertebrae 3-5 van *Quetzalcoatlus*. Vertebrae zijn dorsaal getoond. De meetlat is 10 cm. Bewerkte versie van de afbeelding uit Witton & Naish, 2008.



Figuur 14: Gereconstrueerde schedels van *Quetzalcoatlus* sp (A) en *Zhejiangopterus* (B). De meetlat staat voor 10 cm. Afbeelding uit Witton & Naish, 2008.

Vervolgens verdiepen de auteurs zich in mogelijke levenswijzen. Ze zien het eten van aas als een mogelijkheid, maar niet als vast gedrag. Met hun bek kunnen ze wel wat vlees van een karkas scheuren (net als ooievaars), maar als gevolg van hun stugge nek zouden ze niet diep in het karkas kunnen komen. Om dezelfde reden en andere anatomische kenmerken, zouden ze er ook geen complete “probing” (in de modder zoeken naar invertebraten) levenswijze op nagehouden hebben. Zwemmen, duiken, “skim-” en “dip-feeding” zouden volgens de auteurs ook onmogelijk zijn. Hiervoor zijn azhdarchiden onder andere met gespecialiseerde vogels vergeleken.

Het al vliegend vangen van prooien wordt om logische redenen als onmogelijk beschouwd. Het vermogen tot vliegen wordt al betwijfeld, zodat het vangen van veel kleinere en wendbaardere vliegers nog moeilijker zou zijn geweest. Ook hier worden de azhdarchiden weer belemmerd door hun inflexibele nek en korte klauwen direct verbonden met de vleugels.

De enige vorm van levenswijze voor azhdarchiden waar de auteurs achter staan is terrestriale locomotie. Figuur 12 toont de reconstructie die gemaakt is op basis van de trackway uit Korea (figuur 10; Hwang *et al.*, 2002). De auteurs noemen de stugge nek geen probleem: de lange achterpoten en de lange naar beneden gerichte kop voorkomen dat de azhdarchide diep door de voorpoten moet om bij de grond te komen. De enige beperking zou zijn dat ze door hun stugge nek niet even snel een prooi konden vangen. Prooien waren waarschijnlijk klein (beperkte spieraanhechtingen op de kop), maar van een breed scala met mogelijk extra vlees en fruit. Volgens Witton & Naish zijn ze hierdoor het best te vergelijken met huidige niet-gespecialiseerde ooievaars.

Wanneer Witton & Naish (2008) de verschillende ecologiemogelijkheden van azhdarchiden bekijken, kiezen ze ervoor om geen herbivoren te gebruiken. Hier zit wel logica in. Het verwerken van blad vereist een goed kauwmechanisme (azhdarchiden hadden geen tanden) en/of stenen of een ontwikkeld darmstelsel om ze te verteren. Dit resulteert in een groter en zwaarder lichaam om het verteringsstelsel te handhaven. Die ruimte lijkt er simpelweg niet te zijn tussen de ribben.

Mijn enige probleem met het beeld van een terrestriale azhdarchide is dan ook het vangen van de prooien zelf. Dit kan op verschillende manieren:

- kracht
- snelheid
- groepsjacht
- camouflage

Kracht ontbreekt waarschijnlijk. Azhdarchiden zijn ondanks het formaat van de reuzen fragiel gebouwd met lange en dunne botten (1 à 2 mm dik, Unwin, 2006). Bovendien zouden de spieraanhechtingen van de kop te zwak zijn om een prooi goed vast te pakken, of vlees uit de diepere delen van een grotere prooi te scheuren. De klauwen bevinden zich te dicht tegen de vleugels aan om als hulpstuk te dienen bij het bestrijden van een tegenspartelende prooi. Het risico dat de vleugels beschadigen is te groot. Wanneer de prooi niet meer spartelt zouden de klauwen wel kunnen helpen om het vlees vast te houden terwijl de azhdarchide met de bek kan scheuren. De achterpoten zijn al helemaal niet gebouwd om een prooi mee te bedwingen, dus komt het er op neer dat een prooi altijd klein, of al dood moet zijn.

Snelheid blijft volgens Witton en Naish een optie. Mijns inziens kunnen ze (als ze inderdaad al hebben kunnen rennen) snelheid nooit als aanval hebben kunnen gebruiken. Het lichaam is simpelweg te fragiel tegen de impact, en de nek te stug om goed te kunnen mikken.

Groepsjacht is onlogisch. Dit vereist eigenlijk grote prooien, welke vervolgens niet optimaal gegeten kunnen worden (zie argumentatie tegen kracht hierboven). Ze kunnen het wel, maar als ze dat werkelijk als basis hadden, zou de kop wel anders gevormd zijn. Groepsjacht zou dus niet veel opgeleverd hebben.

Als snelheid geen optie is, hoe hebben ze zich zo geruisloos verplaatst (met de vleugelmembranen die nog eens extra tegen planten aan kunnen schuren en geluid maken), dat hun prooi hen niet opmerkte? Een ooievaar loopt op twee poten, een azhdarchide zou volgens Witton en Naish op vier poten gelopen hebben, met nog een stel uitstekende vleugels. Als Henderson (2010) daarnaast nog goed zit met zijn schatting van 544 kg voor *Q. nortropi*, staat een sluipende azhdarchide gelijk aan een klein formaat olifant. Stonden ze dan stil op wacht, net als reigers? Een *Quetzalcoatlus* zou zich dan als boom vermomd moeten hebben om niet op te vallen. De stugge nek staat het snel toeslaan niet toe, dus de prooi moet niet te snel zijn geweest, of tot het laatste moment niet door hebben gehad dat er een roofdier in de buurt was. De prooi zou langzaam zijn geweest, of praktisch onder de bek hebben doorgelopen om zonder al te veel moeite gevangen te zijn.

Een idee dat echter ontbreekt is het vangen van prooien op de grond, vanuit vlucht. Zeffler *et al.* (2003) meldt dat roofvogels die op een dergelijke manier jagen, zo gebouwd zijn dat ze tijdens de aanval pas op het laatste moment de prooi uit het oog verliezen. Deze roofvogels vangen hun prooien echter met hun achterpoten. Dit is bij azhdarchiden niet van toepassing. Zij hebben geen verlengde tarsusmetatarsus in hun anatomie, welke vogels wel hebben. Dit bot zit met een extra gewricht verbonden aan de tibia en de poten zelf. Dankzij dit gewricht kunnen (roof)vogels hun poten heel ver naar voren strekken, zodat ze precies weten waar de prooi zich bevindt ten opzichte van de poten. Naast het ontbreken van dit stuk bot, hebben de azhdarchides ook geen klauwen aan hun poten zitten waar ze hun prooi mee zouden kunnen grijpen. Vangen met de voorpoten is ook geen optie. De klauwen van de vingers zijn weliswaar scherp, maar veel te kwetsbaar. Bij het neerkomen kunnen de vleugels beschadigen door een tegenstribbelende prooi, en door de klap van impact, die nog veel groter zal zijn wanneer de prooi gemist wordt. Dan blijft over dat ze de prooi alleen met de bek kunnen vangen. De aanval moet dan precies getimed zijn, omdat de stand van de kop als gevolg van de stugge nek niet meer goed aangepast kan worden. En ook hier geldt dat de krachten van impact wel eens meer schade zouden kunnen doen dan gewenst. Deze vorm van jacht is dan ook niet logisch.

Camouflage blijft dan over als enige uitweg (al dan niet in combinatie met de levenswijzen genoemd door Witton en Naish, of het gebruik van enige snelheid tijdens uitvallen).

Hoofdstuk 5 Conclusie en discussie

De ideeën van Witton en Naish laten zich goed combineren met die van Unwin (2006). Azhdarchiden waren volgens hen een unieke groep pterosauriërs die behalve aan de kust, ook in het binnenland voorkwamen (figuur 3). Als gevolg van hun aanpassingen om zowel te vliegen als te lopen konden ze er een breed scala van levenswijzen op nahouden. De kans dat de vondsten in het binnenland migrerende azhdarchiden zijn geweest, wordt door Witton en Naish bestreden omdat het vinden van 16 “migrerende” azhdarchiden (figuur 3) in het binnenland geen toeval kan zijn. Of ze nu vlogen of niet, azhdarchiden kwamen praktisch overal voor.

Alexander zei in 1998 al dat hij vond dat wegvliegen moeilijker was dan vliegen zelf. In zekere zin maken Sato *et al.* (2009) een soortgelijke opmerking wanneer ze zeggen dat een albatros (of pterosauriër) van 41 kg of meer zijn snelheid niet meer kan laten toenemen. En dat heeft hij toch nodig om van de grond te komen. Bovendien zegt Henderson (2010) dat veel wetenschappers nu eenmaal vinden dat azhdarchiden moeten kunnen vliegen, waardoor ze onbewust hun redeneringen daar door laten leiden. Ze hadden tenslotte toch vleugels en dat unieke stuk pteroid bot?

In het kort leveren veel artikelen echter aanwijzingen die zouden verklaren of bewijzen dat azhdarchiden wel konden vliegen. De enige tegenargumenten komen van Sato *et al.* (2009) en Henderson (2010), die alleen het gewicht en formaat aanvoeren. Argumenten voor het vliegen komen toch voornamelijk van Claessens *et al.* (2009).

Daarnaast brengen vrijwel alle artikelen die op de (ecologie van) azhdarchiden ingaan, de optie dat ze (deels) op de grond hebben geleefd (Alexander, 1998; Hwang *et al.*, 2002; Sato *et al.*, 2009; Unwin, 1999; 2003; 2006; Wellnhofer, 1991 en Witton & Naish, 2008). Overige auteurs die zich niet op azhdarchiden richten, maar wel aan de optie refereren zijn Unwin (2003) en Witmer *et al.* (2003).

Als we zwemmen en duiken laten voor wat ze zijn, blijven er dus globaal gezien drie vormen van locomotie over voor de azhdarchiden:

- vliegen
- lopen op 2 poten
- lopen op 4 poten

Hoofdstuk 5.1 Vliegen

Van zowel *Zhejiangopterus* als *Quetzalcoatlus* zijn vleugelfalanxen en de pteroids gevonden. Het spreekt voor zich dat ze niet op de zeer dunne en fragiele falanxen hebben gelopen. Het unieke pteroid diende waarschijnlijk om het propatagium te hanteren. Beide aanpassingen wijzen op het gebruik van de gehele vleugels en/of alleen het membraan ergens in de ontwikkeling. De drie meest voor de hand liggende redenen zijn:

- vliegen (als jong, volwassen, of allebei)
- display (waarschuwingssignalen, aantrekken van een potentiële partner)
- temperatuurregulatie

Het ontwikkelen en meedragen van de vleugels zal veel energie kosten. Juist wanneer het er op aan komt (vluchten, verstoppen) steekt er (bij de grotere soorten) nog een paar meter vleugel uit. Bovendien zijn de vier falanxen nog dunner gebouwd dan de humerus, radius en ulna. Het zijn dus ook kwetsbare onderdelen om zomaar mee te dragen. Het dragen van vleugels zonder ze actief te gebruiken is dus een risicovolle operatie. Ondanks de kosten moet het dus een positief effect op de selectie hebben gehad, om de vleugels miljoenen jaren mee te dragen.

In het geval van display kan gedacht worden aan felle kleuren om een partner te lokken, of om roofdieren af te schrikken. Het uitslaan van de vleugels kan de azhdarchide dan nog groter hebben doen lijken. Voor een gemiddeld roofdier is dat misschien even schrikken. In het geval van partnerkeuze kan het meedragen van grote vleugels een aantrekkingsfactor zijn geweest, net zoals een lange staart of uitbundige pluimage dat bij veel moderne vogels dat nog steeds is.

Als vliegen ergens in de ontwikkeling onderdeel is geweest van het repertoire moeten de armbeenderen en gewrichten een andere kant op draaien (opwaarts en neerwaarts) dan wanneer de azhdarchide alleen maar liep (van achter naar voren). Het kunnen uitvoeren van beide bewegingsvormen heeft als nadeel dat er niet gespecialiseerd kan worden op één van beide. In het geval van vluchten moet er of gerend worden, of gevlogen. Mogelijk dat een jong individu dan het luchtruim heeft gekozen, terwijl een ouder individu de vleugels gebruikt om zijn roofdier angst aan te jagen. Een andere optie is dat de vleugels bij jongere individuen van levensbelang zijn geweest, maar door de oudere minder gebruikt worden, bijvoorbeeld voor temperatuurregulatie. Al lijkt 10 meter aan vleugel overbodig voor een klein lichaam.

Hoofdstuk 5.2 Lopen op twee poten

Het lopen op twee poten vraagt om evenwicht. Er van uitgaande dat azhdarchiden dan op de achterpoten balanceren, komen we op het volgende beeld: Aan de voorkant hebben azhdarchiden een grote, weliswaar holle kop (figuren 11; 13; 14) en een lange, stugge nek. Ook bevinden zich daar de voorpoten met aan elke kant de vleugels. Het lichaam zelf is naar verhouding klein, de achterpoten zelf zijn lang en dun. Aan de achterkant van het lichaam zit geen staart dat tegenwicht kan bieden. Dan blijven er twee manieren over. Volledig rechtop lopen, waarbij het zwaartepunt weliswaar in het midden ligt, maar waarschijnlijk hoog boven de grond (richting het zwaardere gedeelte). De stugge nek kan niet compenseren voor veranderingen in evenwicht, en de kop steekt aan de voorkant uit. De dunne achterpoten moeten ondertussen het volledige gewicht dragen en alles stabiliseren (volgens de schattingen voor *Quetzalcoatlus* dus uiteenlopend van 64 tot ruim 500 kg). De balans zal ver te zoeken zijn. En als het er op aankomt, zal de azhdarchide ook niet snel weg kunnen komen.

De andere optie is een meer horizontale houding, waarbij de vleugels voor evenwicht moeten zorgen. Het zwaartepunt van de vleugels ligt echter alsnog bij de zwaardere botten aan de basis. Er zal niet veel over blijven om mee te balanceren. De spieren en aanhechtingen moeten vervolgens sterk zijn om te voorkomen dat het lichaam alsnog voorover valt. Bovendien zijn er geen sporen gevonden van enig pterosauriër dat op twee poten gelopen zou hebben (Unwin, 1999).

Wegvliegen vanuit bovenstaande houdingen zal echter niet te moeilijk zijn. Het lichaam is al opgeheven boven de grond, en de vleugels zijn klaar om gespreid te worden. De azhdarchide hoeft alleen de vleugels uit te spreiding en zich af te zetten, al dan niet met een aanloop.

Hoofdstuk 5.3 Lopen op vier poten

De derde en laatste optie is het voortbewegen op alle vier de poten (figuren 11; 12). Dit is veel steviger en stabiel dan het lopen op twee poten. Wegvliegen vanuit deze houding is echter een stuk lastiger. Bij een groter organisme is vaak ook enig tempo nodig voor ze van de grond komen. Dan moeten de vleugels nog uitgeslagen worden. Bij *Quetzalcoatlus* bijvoorbeeld, is dat al snel 5 meter aan bij de zijden. Om te vergelijken: probeer zelf een lange dunne tak van –bijvoorbeeld– twee meter te hanteren. De uiteindelijke afzet kan vanuit de achterpoten komen, al zijn die daar erg lang en dun voor. Logischer is als de afzet gedaan wordt met de voorpoten, die dikkere botten hebben. Dat betekent wel dat tijdens het rennen alle vier de poten gebruikt moeten worden, tot het moment komt waarop de vleugels uitgeslagen kunnen worden. Om vervolgens te voorkomen dat de vleugels bij de eerste vleugelslagen tegen de grond slaan (waarbij de uiteinden gewond kunnen raken), moet de aanhechting van de vleugels op het lichaam al voldoende boven de grond zijn. Dat verklaart de lange achterpoten en opgerichte houding (Witmer *et al.*, (2003).

Als de azhdarchide echter niet kan vliegen, heeft het een andere manier nodig om aan een roofdier te ontsnappen. Als verstoppen en afschrikken niet meer werken, blijft vluchten over. Dit gaat makkelijker op vier poten. De dunne poten en het ontbreken van een staart als roer zijn niet onoverkomelijk. Springbokken hebben ook dunne botten en zijn ook staartloos. Bovendien kunnen ze door hun fragiele en lichte bouw hoge snelheden bereiken.

Een azhdarchide zie ik echter nog geen grote snelheden bereiken (contra Witton & Naish, 2008). Aan beide zijden steekt nog altijd een stuk vleugel naar achteren. Als de poten ook verbonden zijn met de membranen (brachiopatagium, cruropatagium) (Witton & Naish, 2008), zullen deze de pasgroottes en de aerodynamica aanzienlijk verminderen. En als ze al hebben kunnen rennen (langer dan mogelijk noodzakelijk is om van de grond te komen), betwijfel ik of ze enig uithoudingsvermogen gehad hebben. De lichamen zijn fragiel, en uithoudingsvermogen vraagt om sterkere spieraanhechtingen en meer spiermassa op andere locaties dan voor de vlucht noodzakelijk zijn geweest. Deze zouden extra gewicht meebrengen en zo ook het vliegen beperken. Het is dus of het één (vliegen als basis, lopen als extra ontwikkeling) of het ander (lopen als basis, vliegen als handig overblijfsel van de voorouders).

Hoofdstuk 5.4 Conclusie

Dus kort samengevat: als azhdarchiden niet konden vliegen door hun gewicht (Sato *et al.*, 2009; Henderson, 2010), waarom zijn ze dan alsnog zo fragiel verbouwd, met zulke dunne botten (Unwin, 2006)? Waarom die dunne achterpoten in vergelijking met de stevigere voorpoten? Waarom de vleugels en het pteroid (Cai & Wei, 1994)? Waarom die luchtzakken en het notarium (Claessens *et al.*, 2009)? Vlogen ze alleen als jong individu? Hadden de vleugels een andere functie? Of heeft Henderson (2010) gelijk, willen we graag dat ze konden vliegen en zijn al die aanpassingen niets meer dan overgebleven artefacten?

Persoonlijk ben ik er van overtuigd dat de vleugels een functie gehad moeten hebben. Als het niet voor het vliegen was, dan misschien voor het display. Azhdarchiden zelf waren echter fragiel gebouwd. Als ze werkelijk niet meer vlogen was er ook geen selectiedruk meer geweest op het lage gewicht. Dus naar mijn idee is vliegen in ieder geval ergens in hun leven belangrijk geweest.

Daarnaast zijn ze gebouwd om een ander deel van hun leven (al dan niet onderbroken door een aantal vluchten) op de grond door te brengen (Witton & Naish, 2008). We hebben al gezien dat de inflexibele nek veel vormen van voedsel verkrijgen in de weg zat. Jagen tijdens de vlucht zou hierdoor alleen maar lastiger zijn geweest. Dan blijft over dat ze op de grond aan hun voedsel hebben moeten komen en daar dus een aanzienlijk deel van hun tijd hebben moeten doorbrengen. Vermoedelijk deden ze dit op vier poten in plaats van twee. De afdrukken (Hwang *et al.*, 2002) wijzen dit uit, en bovendien is het stabiel op vier poten.

Het verschil tussen de voor- en achterpoten kan hier in meegenomen worden. Als gevolg van het toegenomen formaat en vleugellengte moeten de vleugelarmen/voorpoten steviger worden. Denk maar weer aan de benodigde beheersing tijdens het uitslaan van de meterslange vleugels. Ondertussen heeft de azhdarchide echter ook geleerd om langdurig op de grond te blijven. Dat vraagt om aanpassingen in de achterpoten, welke inderdaad te zien zijn (verlenging). Een optimaal samenspel van vliegen en lopen zal het naar mijns inziens nooit geweest zijn, omdat beide elkaar beperken. Vliegen vraagt om niet te veel massa, welke weer gecreëerd wordt door de extra aanpassingen aan het lopen. Gewrichten die geschikt zijn om lange afstanden mee te lopen, zijn weer niet geschikt om mee te vliegen, enz.

Ik vermoed dat de terrestriale levenswijze de overhand had, omdat daar de best passende levenswijze ligt. Echter moet het vliegen nog een belangrijk deel hebben uitgemaakt van het bestaan. Misschien dat het voor de jonge azhdarchiden de belangrijkste manier van voortbewegen was. Welke vorm van locomotie op lange termijn de overhand had gekregen zal waarschijnlijk nooit bekend worden. Misschien bleef vliegen de beste optie, misschien keerden ze toch terug een terrestriaal bestaan.

Referenties

- Alexander RM (1998) All-time giants: the largest animals and their problems. *Palaeontology* 41: 1231-1245.
- Averianov AO, Arkhangelsky MS, Pervushov EM (2008) A new late cretaceous azhdarchid (pterosauria, azhdarchidae) from the Volga Region. *Paleontological Journal*. 42: 634-642.
- Bennett SC (2007) A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni*. *Palaeontologische Zeitschrift*. 81: 376-398.
- Bennett SC (2007) articulation and function of the pteroid bone of pterosaurs. *J. Vert. Paleontol.* 27: 881-891.
- Buffetaut E, Grigorescu D, Csiki Z (2002) A new giant pterosaur with a robust skull from the latest Cretaceous of Romania. *Naturwissenschaften* 89: 180-184.
- Cai Z, Wei F (1994) *Zhejiangopterus linhaiensis* (pterosauria) from the upper cretaceous of Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrat. Palasiatic*. 32: 181-194.
- Calvo JO, Lockley MG (2001) The first pterosaur tracks from Gondwana. *Cretaceous Res.* 22: 585-590.
- Claessens LPAM, O'Connor PM, Unwin DM (2009) Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. *PLoS ONE*, 4(2): e4497.
- Codd JR, Manning PL, Norell MA, Perry SF (2008) avian-like breathing mechanics in maniraptoran dinosaurs. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 275: 157-161.
- Henderson DM (2010) Pterosaur body mass estimates from three-dimensional mathematical slicing. *J. Vert. Paleontol.* 30: 768-785.
- Hwang KG, Huh M, Lockley MG, Unwin DM, Wright JL (2002) New pterosaur tracks (Pteraichnidae) from the late cretaceous Uhangri Formation, S.W. Korea. *Geological Magazine* 139: 421-435.
- Ibrahim N, Unwin DM, Martill DM, Baidder L, Zouhri S (2010) A new pterosaur (pterodactyloidea: azhdarchidae) from the upper cretaceous of Morocco.
- Kellner AWA, Wnag X, Tischlinger H, Campos DA, Hone DWE, Meng X (2010) The soft tissue of *Jeholopterus* (pterosauria, Anurognathidae, Batrachognathinae) and the structure of the pterosaur wing membrane. *Proc. R. Soc. B.* 277: 321-329.
- Lü J, Unwin DM, Jin X, Liu Y, Ji Q (2010) Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proc. R. Soc. B.* 277: 383-389.
- Padian K, Olsen PE (1984) The fossil trackway *Pteraichnus*: not pterosaurian, but crocodilian. *J. Paleontol.* 58: 178-184.
- Palmer C and Dyke, GJ (2010) Biomechanics of the unique pterosaur pteroid. *Proc. R. Soc. B.* 277: 1121-1127.

- Sato K, Sakamoto KQ, Watanuki Y, Takahashi A, Katsumata N, *et al* (2009) Scaling of soaring seabirds and implications for flight abilities of giant pterosaurs. PLoS ONE 4(4): e5400.
- Tickle PG, Ennos RA, Lennox LE, Perry SF, Codd JR (2007) Functional significance of uncinata processes in birds. J. Exp. Biol.
- Unwin DM, Junchang L (1997) On *Zhejiangopterus* and the relationships of pterodactyloid pterosaurs. Historical Biol. 12: 199-210.
- Unwin DM (1999) Pterosaurs: back to the traditional model? Trends Ecol. Evol. 14: 263-268.
- Unwin DM (2003) Palaeontology - Smart-winged pterosaurs. Nature 425: 910-911.
- Unwin DM (2006) Pterosaurs from deep time. New York: Pi Press. 347 p.
- Wellnhofer P (1991) the Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. London: Salamander Books Ltd. 192 p.
- Wilkinson MT, Unwin DM, Ellington CP (2006) High lift function of the pteroid bone and forewing of pterosaurs. Proc. R. Soc. B. 273: 119-126.
- Witmer LM, Chatterjee S, Franzosa J, Rowe T (2003) Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. Nature 425: 950-953.
- Witton MP, Naish D (2008) A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology. PLoS ONE 3(5): e2271.
- Wright JL, Unwin DM, Lockley MG, Rainforth EC (1997) Pterosaur tracks from the Purbeck Limestone Formation of Dorset, England. P. Geologist. Assoc. 108: 39-48.
- Zeffner AL, Johansson C, Marmebro A, (2003) Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (Aves). Biol. J. Linn. Soc. 79: 461-484.