

# Pterosauriërs uit Brazilië, een overzicht van de soorten met een gebit

ANDRÉ J. VELDMEIJER \*

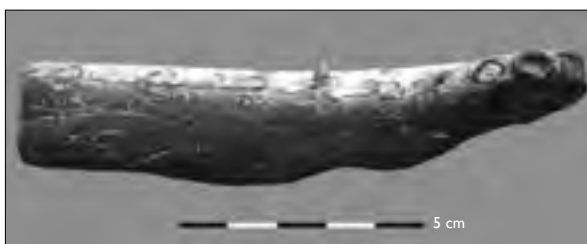
Pterosauriërs waren de eerste gewervelde dieren die (ongeveer 248 miljoen jaar geleden) het luchtruim kozen. De belangrijkste vindplaats van fossielen van deze tot de verbeelding sprekende groep bevindt zich in Brazilië. Honorair onderzoekersmedewerker André Veldmeijer is pterosauriër-specialist. Hij bezoekt de vindplaatsen en bestudeert al meer dan tien jaar fossielen die wereldwijd in collecties bewaard worden. Speciaal voor *Straatgras* schreef hij dit overzicht van de Braziliaanse soorten die een gebit hebben. De tandeloze soorten houden we tegoeed.

Sinds het begin van de jaren 70 van de vorige eeuw worden fossielen van pterosauriërs gevonden in noordoost-Brazilië. Het gebied, Chapada do Araripe, beslaat een gebied in de provincies Piauí, Ceará en Pernambuco (Fig. 1). De belangrijkste formaties voor pterosauriërs zijn met name de Santana Formatie en, in mindere mate, de Crato Formatie, beide gedateerd tot de Krijt periode (65-144 miljoen jaar geleden). Fossielen uit de eerste formatie zijn drie-dimensionaal bewaard gebleven en de botten bevinden zich in kalksteenconcreties. De fossielen van de Crato Formatie zijn plaatfossielen en lijken in dat opzicht meer op de fossielen die in Solnhofen zijn gevonden.

Hier geef ik een overzicht van de pterosauriërs die allemaal voorzien zijn van een gebit. Een overzicht van pterosauriërs zonder gebit, zoals *Tapejara*, *Tupuxuara* en *Thalassodromeus*, houdt u van mij tegoeed.

## *Brasileodactylus*

Het type exemplaar van *Brasileodactylus* bevindt zich in Museu Nacional te Rio de Janeiro en is het holotype van *Brasileodactylus araripensis* Kellner, 1984 (de naam betekent zoiets als 'Brazilië vinger uit Araripe'). Dit exemplaar betreft het voorste deel van de onderkaak en is zo'n 10 cm lang (Fig. 2). Het genus wordt gekenmerkt door een groeve die helemaal tot aan het voorste puntje van de onderkaak doorloopt en kleine vertakkingen heeft die naar voren en naar de zijkant lopen. Tevens is het voorste deel lepelvormig verbreed. Het voorste deel is plat en de tandkassen zijn voor in de onderkaak geplaatst; een eigenschap die niet bij andere in Brazilië voorkomende pterosauriërs is vastgesteld. Er zijn verschillende fossielen tot dit genus gerekend (Sayão & Kellner 2000; Veldmeijer *et al.* in voorbereiding) en verschillende niet gepubliceerde kaakfrag-



FIGUUR 1  
NOORDOOST BRAZILIË  
MET DE PALEONTOLOGISCH INTERESSANTE GEBIEDEN, MET CHAPADA DO ARARIPE (INZET) DE BELANGRIJKSTE VINDPLAATS VAN PTEROSAURIËRS TER WERELD. DE SANTANA FORMATIES ZIJN GERUIT.  
[ILLUSTRATIE: A.J. VELDMEIJER]

menten in collecties lijken ook tot dit genus te behoren (Veldmeijer, pers.obs. Rio de Janeiro 2002). Ook het fossiel dat in 2004 voor preparatie en onderzoek uit het American Museum of Natural History, New York naar het Natuurmuseum Rotterdam is overgebracht (Veldmeijer 2004), wordt voorlopig tot dit genus gerekend (Veldmeijer 2003a).

## *Coloborhynchus*

Het type exemplaar (Fig. 3) bevindt zich in The Natural History Museum te Londen en is het holotype van *Coloborhynchus clavirostris*. De naam van het genus betekent vrij vertaald 'onvolgroeide snuit' en is al in de 19<sup>e</sup> eeuw beschreven (Owen 1874). Vrijwel direct ontstond er een hevige discussie over de vraag of de ronde structuren op de voorkant tandkassen waren of het resultaat van erosie. Een heen en weer classificeren van dit fossiel was het gevolg. Pas enkele jaren geleden werd onomstotelijk bewezen met andere fossielen dat het inderdaad gaat om tandkassen. Tot op heden is er geen CT scan gemaakt van het type, hoewel dat juist

FIGUUR 2  
HET TYPE EXEMPLAAR VAN HET GENUS *BRASILEODACTYLUS* EN HOLOTYPE VAN *BRASILEODACTYLUS ARARIPENSIS*, BESTAAT UIT HET VOORSTE DEEL VAN DE ONDERKAAK. COLLECTIE MUSEU NACIONAL, RIO DE JANEIRO.  
[FOTO A.J. VELDMEIJER / E. ENDENBURG]

\* [drs A.J. Veldmeijer is honorair onderzoekersmedewerker van het Natuurmuseum Rotterdam; e-mail veldmeijer@palarch.nl]

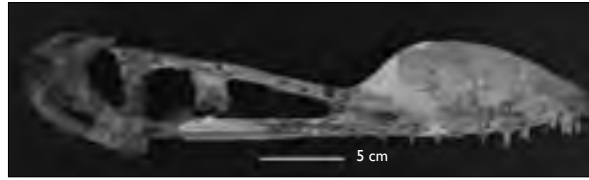


een goede manier zou zijn om de structuur weer te geven (zie Veldmeijer 2003b: plate 2F; de CT scans van *Coloborhynchus spielbergi* staan online op <http://members.lycos.nl/palarch/index.htm> en scroll naar 'publications' en 'Veldmeijer, 2003'). Een ander punt van discussie zijn de tanden aan de zijkant. Volgens de één komt dit doordat de zijkanten geërodeerd zijn terwijl de ander zegt dat dit niet zo is en de tanden juist op deze positie in de kaak staan. Al het pterosauriër materiaal dat in de omgeving is gevonden waar ook dit exemplaar vandaan komt, is erg fragmentarisch en enorm geërodeerd. Gezien het feit dat het fossiel erg geleden heeft onder erosie (het gladde uiterlijk suggereert watererosie) lijkt de interpretatie dat de tandkassen niet intact zijn het meest voor de hand te liggen. Er wordt vanuit gegaan dat de pterosauriërs uit Engeland en Brazilië nauw aan elkaar verwant zijn.

Belangrijke kenmerken van *Coloborhynchus* zijn de stompe voorkant met twee tanden, die hun plaats iets hoger dan de andere tanden hebben. Daarnaast heeft dit genus een kam die helemaal doorloopt tot aan de voorkant van de schedel. De eerste drie paar tanden zijn groot (en het derde paar is duidelijk het grootst), waarna kleinere tanden volgen die iets meer naar binnen staan. De onderkant van de kaak, het verhemelte, heeft (in het midden) een duidelijke richel. De kaak is op een vrij robuuste manier aan de voorkant verbreed. Verschillende fossielen uit Brazilië worden tot dit genus gerekend, zoals *Coloborhynchus araripensis*, *Coloborhynchus robustus*, *Coloborhynchus piscator* (Fig. 6) en *Coloborhynchus spielbergi* (Fig. 4).

### Anhanguera

De naam *Anhanguera* betekent 'oude duivel'. Het type exemplaar (Fig. 5) bevindt zich in het Museu Nacional, Rio de Janeiro en is in 1985 beschreven (Campos & Kellner 1985) als *Anhanguera blittersdorffi*, genoemd naar de eigenaar van de privé-collectie Desirée, Rainer Alexander von Blittersdorff. Deze collectie is na zijn dood overgebracht naar de collectie van bovengenoemd museum. Kenmerkend voor deze pterosauriërs is de kam die halverwege de voorkant van de snuit en de neusopening zit en dus niet helemaal tot voor aan de kaak loopt, zoals bij *Coloborhynchus*. De voorste punt van de snuit is - van boven naar onder - plat. Er zijn dus geen tanden aan de voorkant van de schedel te zien.



Daarnaast zijn de tanden kleiner en talrijker dan bij *Coloborhynchus*. De kaken zijn wel verbreed maar minder sterk. Interessant is dat de onderkaak een kam heeft. In het begin, toen er nog geen onderkaak bekend was, werd deze soort gereconstrueerd met een verder naar achteren geplaatste kam (zie bijvoorbeeld Wellnhofer 1991a) maar dit is niet correct. Net zoals bij de onderkaak van *Coloborhynchus* heeft ook hier de kam tot helemaal vooraan gezeten. Dit maakt het extra moeilijk verschil te zien tussen de onderkaak van *Anhanguera* en *Coloborhynchus*.

Het type bestaat uit een schedel die geheel volgroeid is. Het behoorde dus tot een volwassen dier. Twee andere exemplaren zijn ook in dit genus ingedeeld en worden beide gezien als *Anhanguera santanae*. Maar hier zijn wat problemen mee omdat de schedels duidelijk van elkaar verschillen (zie Veldmeijer 2003b; fig. 3h en 3i). Zo heeft de ene een veel hoger achterhoofd en de kam begint wel heel erg ver vooraan (als er al een kam geweest is; de snuit is afgebroken maar er lijkt niet veel ruimte meer over te zijn geweest voor een kam). Hier moet dan ook nog grondig naar gekeken worden. De *Anhanguera santanae* uit het American Museum of Natural History, New York, die in 2003 in het nieuws kwam vanwege de CT scans die ervan gemaakt zijn (Witmer *et al.* 2003), bestaat uit een grotendeels compleet skelet en is niet geheel volgroeid.

Enkele fossielen uit Brazilië zijn aan het genus *Anhanguera* toegeschreven (bijvoorbeeld *Anhanguera piscator* Kellner & Tomida, 2000; Fig. 6), maar de meeste van deze fossielen hebben typische *Coloborhynchus* kenmerken, zoals de stompe snuit met tanden. Er blijven dan ook tot op heden maar twee over: *Anhanguera blittersdorffi* en *Anhanguera santanae*.

### Criorhynchus

Ook het type exemplaar van *Criorhynchus* (betekenis: 'ram snuit') komt uit de Cambridge Greensands van Engeland en is, zoals al het materiaal uit dit gebied, zeer fragmentarisch (Fig. 7). Het stukje bovenkaak van deze *Criorhynchus simus* (Owen, 1861), nu in het Sedgwick Museum in Cambridge, is slechts enkele centimeters groot. Het fossiel dat Wellnhofer (1987) beschreef als *Tropeognathus mesembrinus* (Fig. 8) wordt door Fastnacht (2001) gezien als *Criorhynchus*, dus *Criorhynchus mesembrinus*. (Unwin 2001 daarentegen refereert naar dit exemplaar als *Ornithocheirus simus*.) Hij doet dit niet zo zeer omdat hij overtuigd is van de verschillen tussen *Criorhynchus simus* en *Criorhynchus mesembrinus* maar omdat het type-exemplaar zo klein is, dat een goede vergelijking niet mogelijk is. Reeds in 1998 (Veldmeijer 1998) is er gesuggereerd dat *Tropeognathus mesembrinus* geen zelfstandige soort is. Een gedeeltelijk geprepareerde onderkaak in het natuurhistorisch museum van Stuttgart is toegeschreven aan deze soort (Veldmeijer 2002), maar met een onzekerheidsfactor omdat de bovenkant van deze onderkaak niet te zien is vanwege de matrix (het

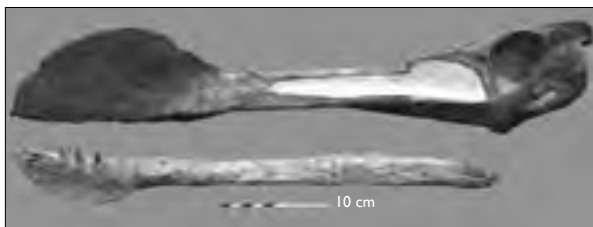
LINKS:  
FIGUUR 3  
HET TYPE VAN  
*COLOBORHYNCHUS*,  
(*COLOBORHYNCHUS*  
*CLAVIROSTRIS*) BESTAAT  
UIT HET VOORSTE  
DEEL VAN DE SCHEDEL.  
COLLECTIE THE  
NATURAL HISTORY  
MUSEUM, LONDON.  
[FOTO A.J. VELDMEIJER]  
RECHTS:  
FIGUUR 4  
DE SCHEDEL VAN  
HET HOLOTYPE VAN  
*COLOBORHYNCHUS*  
*SPIELBERGI*. COLLECTIE  
NATURALIS, LEIDEN.  
[FOTO A. 'T HOOFT]

FIGUUR 5  
HET TYPE VAN  
*ANHANGUERA* EN  
HOLOTYPE VAN  
*ANHANGUERA BLIT-*  
*TERSDFORFFI* BESTAAT  
ALLEEN UIT DE SCHEDEL.  
COLLECTIE MUSEUM  
NACIONAL, RIO DE  
JANEIRO.  
[FOTO A.J. VELDMEIJER /  
E. ENDENBURG]



FIGUUR 6  
DE SCHEDEL VAN  
HET HOLOTYPE VAN  
*COLOBORHYNCHUS*  
*PISCATOR*. COLLECTIE  
NATIONAL SCIENCE  
MUSEUM, TOKYO.  
[FOTO A.J. VELDMEIJER /  
E. ENDENBURG]

omringende gesteente waarin de kaak is gefossiliseerd). En dit is juist belangrijk omdat één van de belangrijke kenmerken een diepe, naar voren spits toelopende groeve, is. De kaak verbreedt niet en de voorste tanden zijn ongeveer allemaal even groot. De onderkaak heeft een kam, net zoals de schedel. In beide gevallen zijn ze helemaal voor op de kaak gesitueerd.



FIGUUR 8  
*CRIORHYNCHUS MESEMBRINUS* IS WELLICHT  
GEEN *MESEMBRINUS*.  
COLLECTIE BAYERISCHE  
STAATSSAMMLUNG FÜR  
PALÄONTOLOGIE UND  
HISTORISCHE GEOLOGIE,  
MÜNCHEN.  
[FOTO A.J. VELDMEIJER /  
E. ENDENBURG]

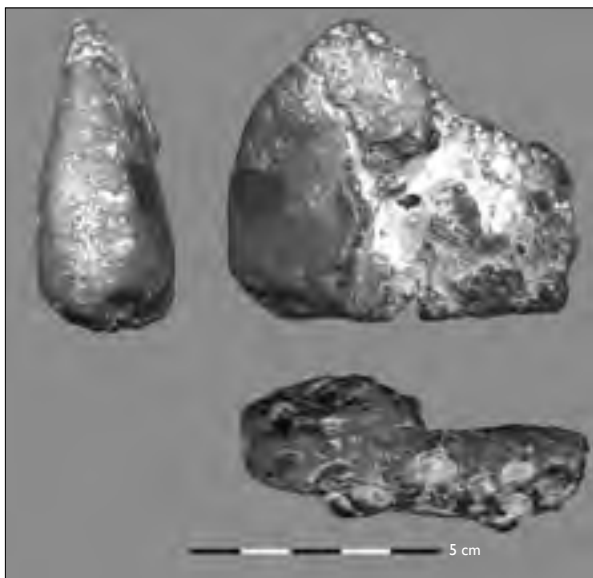
**Cearadactylus**

Het type van dit genus, dat ‘Ceará vinger’ betekent, is in 1985 beschreven (Leonardi & Borgomanero 1985). Het type bestaat uit een gedeeltelijke schedel en onderkaak die niet volledig zijn uitgerepareerd en heet *Cearadactylus atrox*. ‘Atrox’ betekend ‘gemeen’ en is een verwijzing naar de grote tanden. Het was destijds de tweede schedel die bekend was. Wegens de slechte preparatie is er veel kapot aan het fossiel en dat maakt een goede classificatie niet zeker. Zo kan bijvoorbeeld de aanwezigheid van een kam op de schedel en de onderkaak niet geheel worden uitgesloten. Kellner & Tomida (2000) delen *Cearadactylus* in bij de Pteranodontidea

maar Unwin (2002) geeft aan dat er geen problemen zijn en deelt *Cearadactylus* in bij de Ctenochasmatidae. Verdere kenmerken zijn de ingetrokken rand van de voorkant van de kaken. De situatie met de ‘andere’ *Cearadactylus*-soort (*Cearadactylus ligabuei* Dalla Vecchia, 1993) is nog moeilijker. Kellner (in Kellner & Tomida 2000) vermoedt dat niet alle delen van origine van hetzelfde dier stammen; met andere woorden het is een composiet. Kellner & Tomida (2000) zijn het eens dat de schedel niet tot *Cearadactylus* kan worden gerekend. Hoewel zij niet echt tot een nieuwe classificatie komen, maar wel verkondigen dat de enige andere pterosauriër zonder kam uit dit gebied *Brasileodactylus* is, deelt Unwin (2002) het fossiel in bij *Anhanguera*. Deze onderzoeker gaat hierbij voorbij aan het feit dat *Anhanguera* een kam heeft, terwijl *Cearadactylus? ligabuei* dat niet heeft. Ook met deze groep zijn we dus nog niet klaar.

**Ludodactylus**

Frey *et al.* (2003) publiceerden het fossiel van een schedel van een pterosauriër met tanden maar met een kam op zijn achterhoofd (Fig. 9) zoals dat eigenlijk alleen maar bekend was van *Pteranodon*. Het dier - waarschijnlijk gestorven ten gevolge van een blad van een plant dat zijn onderkaak tussen de rami doorboorde - is reden geweest tot de oprichting van het genus *Ludodactylus*, dat zoiets als ‘spel, speel’ betekent en verwijst naar een



LINKS:  
FIGUUR 7  
HET TYPE VAN  
*CRIORHYNCHUS*  
(*CRIORHYNCHUS SIMUS*)  
BESTAAT UIT EEN KLEIN  
STUKJE VAN DE VOOR-  
KANT VAN DE SCHEDEL.  
COLLECTIE SEDGWICK  
MUSEUM, CAMBRIDGE.  
[FOTO A.J. VELDMEIJER /  
E. ENDENBURG]  
RECHTS:  
FIGUUR 9  
HET TYPE VAN HET  
GENUS *LUDODACTYLUS*  
(DE SOORT  
*LUDODACTYLUS SIBIRICKI*)  
NOG VOORDAT HET  
GEHEEL WAS UITGEPRE-  
PAREERD. COLLECTIE  
STAATLICHES MUSEUM  
FÜR NATURKUNDE,  
KARLSRUHE.  
[FOTO A.J. VELDMEIJER /  
E. ENDENBURG]



stuk speelgoed dat jaren geleden al de combinatie van de kam op het achterhoofd en tanden had; '*dactylus*' betekent 'vinger' en de soortnaam, '*sibbicki*' is vernoemd naar de paleokunstenaar John Sibbick die ook alle reconstructie-platen in de encyclopedie van Wellnhofer (1991b) gemaakt heeft.

### Overige fossielen

Verschillende onvolledige schedels en delen van het post-craniale skelet zijn gepubliceerd en geïdentificeerd. Het classificeren van pterosauriër-fossielen is sowieso problematisch omdat de dieren sterk op elkaar lijken. Met uitsluitend post-craniaal (niet-schedel) materiaal is het nog moeilijker omdat er veel minder of geen duidelijke kenmerken zijn die van soort tot soort verschillen. Vergelijk het met vogels, waarvan de skeletten van soorten binnen het zelfde genus ook weinig onderlinge verschillen tonen. En als er duidelijke verschillen zijn, dan kunnen vele daarvan verklaard worden doordat de verschillende fossiele dieren verschillende leeftijden hadden toen ze stierven en dus in een verschillende fase van volgroeidheid waren. Waarschijnlijk groeiden pterosauriërs namelijk een groot deel van hun leven door. Ook kunnen sommige morfologische verschillen uitgelegd worden als seksueel dimorfisme. Het probleem hiermee is echter dat er geen duidelijke kenmerken zijn van mannetjes en vrouwtjes. Zo wordt (de vorm van) het bekken vaak gebruikt als een geslachts-specifiek kenmerk. Een open bekken zou dan van een vrouwtje zijn omdat het bekken moet kunnen bewegen om eieren te leggen/kinderen te baren. Maar het zou kunnen zijn dat naarmate het vrouwtje ouder wordt, het bekken zich gaat sluiten. Daarnaast is het bekken vaak niet bewaard gebleven (tot op heden zijn er slechts drie goed bewaarde bekkens bekend van dit soort pterosauriërs). De kam op de schedel wordt ook vaak aangezien als een mannelijk kenmerk om het vrouwtje tijdens de balts mee te imponeren. Een leuke theorie, maar dit kan vooralsnog niet onomstotelijk bewezen worden en dus moeten deze dieren, mijns inziens, als verschillende soorten beschouwd worden.

Een voorbeeld van een soort die gebaseerd is op post-craniaal materiaal is *Araripesaurus castilhoi* ('Araripe reptiel' en vernoemd naar Castilho). Dit was het eerste pterosauriër-fossiel uit dit gebied dat werd beschreven (Price 1971). Op basis van een vliegvinger-kootje is *Araripedactylus dehmi* Wellnhofer, 1977 beschreven, en de nieuwe soort (en genus) *Santanadactylus brasiliensis* is gebaseerd op twee nekwervels, een proximaal stuk van de bovenarm en deel van de schouder, waarvan de Buisonjé (1980) aannam dat ze het tot één en hetzelfde dier behoorden. Meer recentelijk is ook *Arthurdactylus conan-doylei* (Frey & Martill, 1994) op basis van post-craniale fossielen beschreven.[]

### Referenties

Buisonjé, P.H. de, 1980 - *Santanadactylus brasiliensis* nov. gen. nov. sp., a long-necked, large pterosaur from the Aptian of Brazil, Part I & II. - Kon. Ak. Wet. Proc. B 83 (2): 145-172

Dalla Vecchia, F.M. 1993 - *Cearadactylus? ligabuei* nov.sp., a new early Cretaceous (Aptian) pterosaur from Chapada do Araripe (Northeastern Brazil) - Bul. Soc. Pal. It. 31 (3): 401-409

Fastracht, M. 2001 - First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe of Brazil - Pal.Zeit. 75(1): 23-36

Frey, E. & D.M. Martill 1994 - A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil - Neu. Jahr. Geol. Pal. Ab. 194: 379-412

Frey, E., D.M. Martill & M.C. Buchy, 2003. - A new crested Ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur - in: Buffetaut, E. & J.M. Mazin (eds.) - Evolution and palaeobiology of pterosaurs - London, Geol. Soc. (special series) 217: 55-63

Kellner, A.W.A. 1984 - Occorrência de uma mandíbula de Pterosauria (*Brasileodactylus aripensis*, nov. gen., nov. sp.) na Formação Santana, Cretaco da Chapada do Araripe, Ceará-Brasil - An. XXXIII Congr. Brasil. Geol., Rio de Janeiro, 1984: 578-590

Kellner, A.W.A. & Y. Tomida 2000 - Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil - Nat. Sc.Mus.Tok.Mon. 17

Leonardi, G. & G. Borgomanero 1985 - *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. sp.: novo pterosauria (Pterodactyloidea) la Chapada do Araripe, Ceará, Brasil - Col.Trab.Pal.Geol.: 75-80

Owen, R. 1861 - Supplement (III) to the monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous Formations - Pal. Soc. Mon. 12: 1-25

Owen, R. 1874 - Monograph of fossil Reptilia of the Mesozoic formations. I. Pterosauria - Palaontogr. Soc. Mem. 27: 1-14

Price, L.I., 1971 - A Presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil - An. Acad. Brasil. Ciênc., 43 (suppl.): 452-461

Sayão, J.M. & A.W.A. Kellner 2000 - Description of a pterosaur rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian) Northeastern Brazil - Bol. Mus. Nac. (Nov. Ser.) 54: 1-8

Unwin, D.M. 2001 - An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Geensand (Cretaceous) of Eastern England - Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss. Reihe 4: 189-221

Unwin, D.M. 2002 - On the systematic relationships of *Cearadactylus atrox*, an enigmatic Early Cretaceous pterosaur from the Santana Formation of Brazil - Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss. Reihe 5: 239-263

Veldmeijer, A.J. 1998 - The Leiden specimen of *Coloborhynchus* (Pterosauria) - In: Jagt, J.W.M., P.H. Lambers, E.W.A. Mulder & A.S. Schulp (Eds) - Third European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Maastricht, 6-9 May 1998, Programme and Abstracts, Field guide - Maastricht, Natuurhistorisch Museum Maastricht: 69

Veldmeijer, A.J. 2002 - Pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil in the Stuttgart Collection - Stutt. Beitr. Nat. B. 327: 1-27

Veldmeijer, A.J. 2003a - Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Lower Cretaceous (Santana Formation; Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea) in the collection of the AMNH - PalArch, series vertebrate palaeontology 0, 0: 1-13

Veldmeijer, A.J. 2003b - *Coloborhynchus spielbergi* sp.nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil - Scripta Geologica 125: 35-139

Veldmeijer, A.J. 2004 - Het fossiel van een vliegend reptiel en zijn onderzoeker - Straatgras 16(1): 11-12

Veldmeijer, A.J., M. Signore & H.J.M. Meijer (in voorbereiding) - Description of pterosaurian (Pterodactyloidea) remains from the Lower Cretaceous of Brazil in two German collections -

Wellnhofer, P. 1977 - *Araripedactylus dehmi* nov. gen., nov. sp., ein neuer flugsaurier aus der Unterkreide von Brasilien - Mit. Bay. Staat. Pal. Geol. 17: 157-167

Wellnhofer, P. 1985 - Neue Pterosaurier aus der Santana-formation (Apt.) der Chapada do Araripe, Brasilien - Pal. A. 187: 105-182

Wellnhofer, P. 1987 - New crested pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil - Mit. Bay. St. Pal. Geol. 27: 175-186

Wellnhofer, P. 1991a - Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien - Palaontographica.A. 215: 43-101

Wellnhofer, P. 1991b - The illustrated encyclopedia of pterosaurs - Crescent books, New York

Witmer, L.M., S. Chatterjee, J. Franzosa & T. Rowe, 2003 - Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour - Nature 425: 950-953