

Skeletonderdelen van zeevogels (2): Schoudergordel

PARTS OF SEABIRD SKELETONS (2): SHOULDER GIRDLE

Edward Soldaat

De schoudergordel (figuur 1) bestaat uit een set van vijf botten: twee ravenbeksbeenderen, één vorkbeen en de twee schouderbladen. Op het punt waar deze botten samenkomen bij de schouder bevindt het schoudergewricht zich. De vorm en bouw van de schoudergordel kunnen niet los worden gezien van de bouw van het borstbeen en is op vergelijkbare wijze afhankelijk van vlieg- en duikgedrag.



Figuur 1. Onderdelen van de schoudergordel. *Parts of the shoulder girdle.*

1. Borstbeen
Sternum
2. Ravenbeksbeen
Coracoid
3. Vorkbeen
Furcula
4. Schouderblad
Scapula
5. Schoudergewricht
Shoulder joint
6. Foramen triosseum

De ravenbeksbeenderen of coracoiden vormen de verbinding tussen de vleugel en het borstbeen. Het is een bot dat vogels en veel andere gewervelden wel hebben, maar zoogdieren niet. Het is onderdeel van een solide basis voor de grote vliegspieren. Aan de bovenzijde bevindt zich het gewrichtsvlak met het opperarmbeen (humerus) en is het schouderblad bevestigd. Het schoudergewricht is een vlakke kom waarin de kop van het opperarmbeen vrij kan bewegen. Dit stelt een vogel in staat om de vleugels in zeer uiteenlopende posities ten opzichte van het lichaam te brengen: open neerwaarts voor de normale vliegbewegingen, maar ook voor- en achterwaarts bij complexe manoeuvres. De beperkingen in de

vleugelbewegingen worden niet bepaald door de bouw van het gewricht, maar door de spieren, pezen en gewrichtsbanden. Zo hebben albatrossen en stormvogels, die vooral op uitgestrekte vleugels zweven, een peesachtige laag - het zogenoemde schouder slot - in hun borstspier die ervoor zorgt dat de vleugel in gestrekte stand niet echt boven het horizontale vlak uit kan komen. Vogels met een uitgesproken flapvlucht hebben deze voorziening niet.

Aan de onderzijde rust het ravenbeksbeen in een gleuf van het borstbeen. Dit is een starre verbinding door de precieze passing en de sterke banden die het bot op zijn plaats houden. Bij verreweg de meeste vogels is het ravenbeksbeen een 'los' bot, met uitzondering van de fregatvogels en de Hoatzin *Opisthocomus hoazin*.

De bouw van het ravenbeksbeen is variabel: het is kort en gedrongen bij zweefvliegers zoals albatrossen en veel stormvogels en langer bij soorten die diepe vleugelslagen maken. Uitzonderingen bevestigen ook hier de regel: kolibries hebben zeer korte ravenbeksbeenderen vanwege hun extreem snelle vleugelslag.



Figuur 2 Schoudergordel en borstbeen Afrikaanse Dwergaalscholver *Phalacrocorax africanus* en Zilvermeeuw *Larus argentatus*. *Schouder girdle and breastbone Africa Pigmy Cormorant and Herring Gull.*

Bij pijlstormvogels, die nogal wat variatie laten zien in vlieg- en duikgedrag, is de variatie in de bouw van het bot navenant; kort bij de echte zweefvliegers en langer bij de 'duikers' met grotere borstspieren. Lange ravenbeksbeenderen zien we ook bij vogels met grote en lange borstspieren zoals aalscholvers en meeuwen (figuur 2).



Figuur 3 Schoudergordel en borstbeen Alk *Alca torda* en Noordse Stormvogel *Fulmarus glacialis*. *Shoulder girdle and breastbone Razorbill and Fulmar.*

Het vorkbeen of furcula is het derde onderdeel van het frame waaraan de borst- en andere vliegspieren zijn bevestigd. Het zijn de twee aan de borstbeenzijde in een V-vorm vergroeide sleutelbeenderen. Het ontbreekt bij enkele spechtachtigen, papegaaien en enkele Australische zangvogels. Bij uilen bestaat het uit niet veel meer dan twee strookjes bot of zelfs dat niet eens. De bovenste uiteinden zijn verbonden met de bovenste uiteinden van de ravenbeksbeenderen en het schouderblad. Tussen de punt van het vorkbeen en de punt van het borstbeen zit vaak wat ruimte en bevindt zich een stevig ligament, maar in een aantal gevallen zit het vorkbeen aan de punt van het borstbeen vast en soms is het ermee vergroeid. Bij de duikstormvogeltjes en de meeste pelikaanachtigen (aalscholvers, Jan-van-genten en keerkringvogels) is het vorkbeen zo stevig aan het borstbeen verankerd dat het lijkt alsof het één geheel is, maar bij deze soorten is het ook hier met een ligament aan de punt van het borstbeen bevestigd.

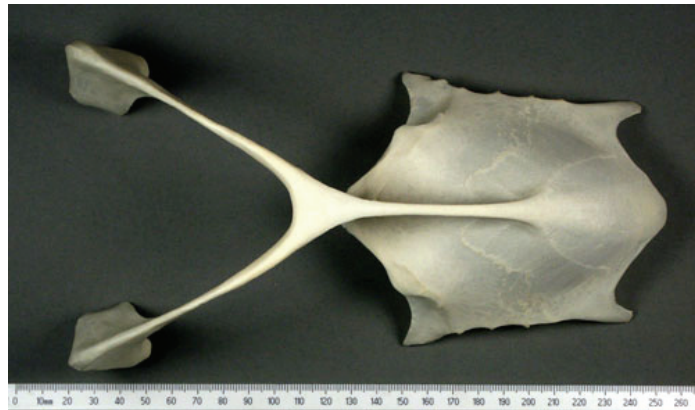
Speciale gedragingen vergen bijzondere aanpassingen. De fregatvogels hebben, zoals in het vorige artikel (Sula 22(3): 136-142) al is genoemd, een sterk afwijkende bouw van de schoudergordel (figuur 4). Bij deze groep zijn het vorkbeen, de zeer lange ravenbeksbeenderen en het borstbeen stevig met elkaar vergroeid in de schouder, maar ook waar het vorkbeen de punt van de kiel van het borstbeen raakt. De ravenbeksbeenderen zijn bij het borstbeen op de gangbare wijze in hun gleuf verankerd en met een ligament gefixeerd. Zodoende is er een zeer stijve constructie ontstaan die de fregatvogel in staat stelt om met zijn lange vleugels zowel diepe slagen te maken als te zweven. De niet volledige vergroeiing met het borstbeen maakt de veerwerking van het vorkbeen mogelijk. Een andere groep zeevogels die er een afwijkende schoudergordel op na houdt, zijn de pelikanen (figuur 5). Daar is het vorkbeen volledig met het borstbeen vergroeid, maar zijn de ravenbeksbeenderen 'los'. Bij zowel de pelikanen als de fregatvogels zijn de constructies licht en sterk, ondanks de grote luchtholtes die wellicht ook een rol vervullen bij de warmteregulatie. Deze vergroeiing draagt mogelijk bij tot een goed weefvermogen bij relatief kleine borstspieren (Johnsgard 1993).

Incidenteel kan ook bij andere soorten, waarbij dat normaal niet het geval is, het vorkbeen vergroeid zijn met het borstbeen.

Een sterk gekromd vorkbeen en lange ravenbeksbeenderen brengen de borstspier ver naar voren en scheppen daarmee ruimte voor lange, grote spieren die nodig zijn voor vleugelaangedreven onderwaterjacht of krachtige diepe vleugelslagen. Bij zweefvliegers is het vorkbeen minder gekromd, minder zwaar gebouwd en zijn ook de ravenbeksbeenderen korter. De vork is bij duikende zeevogels meer U-vormig en bij uitsluitend vliegende soorten meer V-vormig. Tijdens het vliegen 'veert' het vorkbeen mee met de vleugelbewegingen. Of deze veerwerking actief bijdraagt aan de vleugelbeweging is onduidelijk en speelt mogelijk ook een rol bij de ademhaling.



Figuur 4 Schoudergordel en borstbeen van Grote Fregatvogel *Fregata magnificens*
Shoulder girdle and breastbone Magnificent Frigatebird



Figuur 5 Vorkbeen en borstbeen van Rozerugpelikaan *Pelecanus rufescens* Furcula and breastbone of Pink-backed Pelican

Het is niet altijd eenvoudig te doorgronden op welke manier de bepalende factoren doorwerken in het compromis dat ten grondslag ligt aan elke configuratie die bij (zee)vogels is aan te treffen.

Het schouderblad, de scapula, is een bot dat helpt om het schoudergewricht stevig te verankeren aan de ribbenkast en de wervelkolom. Bij de meeste vogels is het een langgerekt, plat bot dat zich uitstrekt naar achteren, bijna tot aan de heup. De vorm varieert van sabelvormig tot langwerpige driehoekig of spatelvormig. Het is doorgaans weinig gespecialiseerd, maar bij pinguïns is het een breed schouderblad dat voorziet in een sterke basis voor de krachtige spieren die het dier nodig heeft voor zijn onderzeese bestaan en wellicht ook bijdraagt tot een verdeling van de waterdruk op het lichaam (figuur 6).



Figuur 6 Schouderblad van Macaroni Pinguïn *Eudyptes chrysolophus* Shoulder blade of Macaroni Penguin

Het Foramen triosseum is de doorgang die de verbinding tussen de drie botten, bij het schoudergewricht, open laat. Door deze opening loopt de pees van de kleine vliegspier die, bevestigd aan de bovenzijde van het opperarmbeen (humerus) de opwaartse vleugelslag verzorgt. De opening heeft de functie van een katrol.

Summary

The shoulder girdle consists of 5 bones: two scapulas, two coracoids and the furcula; the latter being two fused clavicles. In most birds the bones are separate and interconnected by ligaments, with some exceptions. The coracoids are, in general, short in soaring and gliding birds but longer in birds with a flapping flight. In pelicans and frigatebirds the furculas are fused to the apex of the sternum, in the latter also the coracoids are fused to the furcula. In other Pelicaniiformes and the Diving Petrels the furcula and sternum are nearly fused. In flight the furcula shows a spring action which is not yet fully understood. The scapula is merely an accessory bone to connect the shoulder girdle to the rib case, not very specialized and mostly sabre shaped. In penguins the scapula is broad. Where the three bones meet is an opening for the tendon of the minor pectoral muscle and acts as a trolley.

Referenties

- Johnsgard P.A. 1993 Cormorants, daerter, and pelicans of the world. Smithsonian Inst. Press, Washington
- Kaiser G.W. 2007 The Inner Bird, Anatomy and Evolution, UBC Press, Vancouver
- Pennyquick C.J. 1982, The flight of petrels and albatrosses (Procellariiformes), observed in South Georgia and its vicinity. Phil. Trans. R. Soc, London B300, 75-106.
- Meyers R.A.; Stakebake E.F. 2005, Anatomy and Histochemistry of Spread-Wing Posture in Birds, 3 Immunochemistry of Flight Muscles and the "Shoulder Lock" in Albatrosses. Journ. of Morphology 263: 12-29.
- Videler J.J. 2005 Avian Flight. Oxford Univ. Press, Oxford

Adresgegevens auteur:

Edward Soldaat

Margrietstraat 5, 9491 BE Zeijen, edward@shearwater.nl