

Patronen in slagpenrui: oecofysiologische aanpassingen

Patterns of primary moult: ecophysiological adaptations

RUURD NOORDHUIS

Ondanks de toegenomen aandacht voor vogelrui in de literatuur wekt dit onderwerp bij de gemiddelde vogelaar nog steeds weinig interesse. De oorzaak hiervan is wellicht dat de literatuur nogal is versnipperd, terwijl een goed overzicht waarin het rui patroon van een afzonderlijke soort kan worden geplaatst, eigenlijk ontbreekt. Het meest bruikbaar in dit kader is nog het werk van Stresemann & Stresemann (1966). Uit de meer recente literatuur moet vooral het boekje van Ginn & Melville (1983) worden genoemd.

Stresemann (1958, 1967) en Stresemann & Stresemann (1960, 1966) benadrukken in hun werk het taxonomische belang van het voorkomen van bepaalde rui patronen. De meest voorkomende rui patronen worden echter gevonden bij systematisch uiteenlopende groepen, terwijl nauw verwante soorten volgens verschillende patronen kunnen ruien (Stresemann & Stresemann 1966). In de loop der jaren is dan ook steeds meer aandacht besteed aan de adaptieve waarde van rui patronen (o.a. Potts 1971, Palmer 1972, Prevost 1983).

De organisatie van de rui staat in nauwe relatie tot leefwijze en fysiologie van de vogel, en wordt dus door veel factoren beïnvloed. In dit overzichts-artikel zal worden geprobeerd aannemelijk te maken dat vrijwel alle voorkomende rui patronen in functioneel opzicht begrijpelijk zijn. Daarbij zal in het bijzonder aandacht worden besteed aan, meestal wat onderbelichte, aerodynamische factoren.

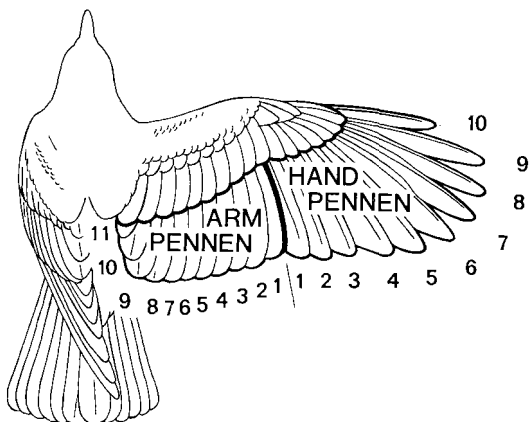
Mechanisme en patronen van slagpenrui

Rui is voor vogels een noodzaak, omdat slijtage de veren op den duur behoorlijk aantast, waardoor de isolerende werking van het verenpak en de vliegprestaties verminderen. Met name de toppen van handpennen (nomenclatuur en nummering van slagpennen: zie figuur 1) hebben veel van slijtage te lijden. Opvallend hierbij is dat het witte deel van een veer sterker slijt dan het donkere deel, zoals de versleten top van de handpennen van de Stormmeeuw *Larus canus* laat zien (figuur 2). Het mechanisme hierachter is nog niet opgehelderd, maar blijkbaar gaat het voorkomen van het donkere pigment melanine samen met een grotere resistentie tegen slijtage (Voitkevich 1966). Dit zou ook een

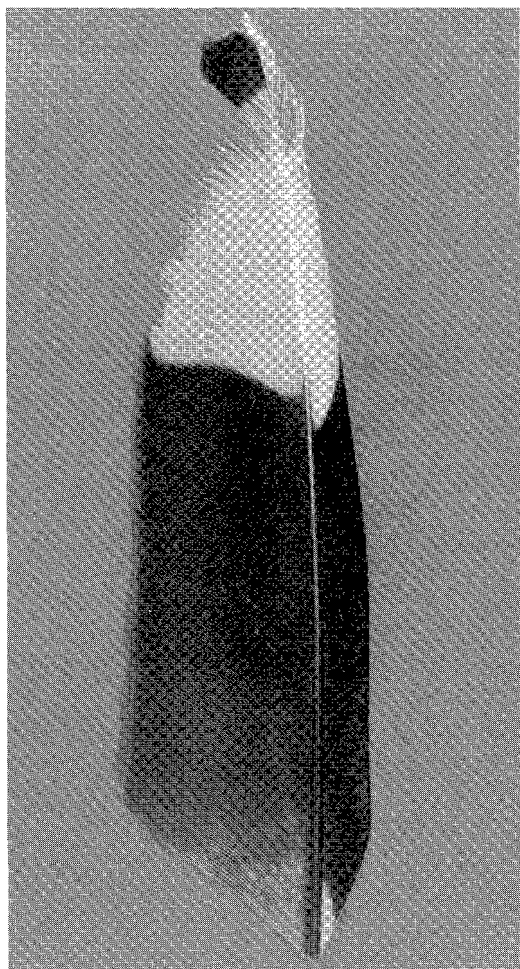
verklaring kunnen zijn waarom de vleugelpunten van overigens lichtgekleurde vogels vaak donker zijn (Averill 1923). Toch is ook bij donkergekleurde pennen een geregelde vernieuwing noodzakelijk. Door de werking van het hormoon thyroxine wordt de groei van nieuwe pennen gestimuleerd, waarbij de oude veren naar buiten worden gedrukt (Watson 1963). Bij de slagpennen is dit meestal een jaarlijks terugkerend proces, dat in onze streken vaak aansluitend op de broedtijd, dus in zomer en najaar, plaatsvindt.

Sommige vogelsoorten wisselen alle slagpennen tegelijk, waardoor het vliegvermogen voor de duur van enkele weken verloren gaat. Meestal echter verloopt het proces geleidelijker, zodat het vliegvermogen tijdens de rui behouden blijft. Daarbij vallen de slagpennen in een per soort (engroep) min of meer vastgelegde volgorde uit; iedere pen wordt pas afgestoten als de vorige in de reeks een zekere lengte heeft bereikt. Als de gehele oude generatie slagpennen door een nieuwe is vervangen, is de rui voltooid.

Handpennen en armpennen ruien als afzonderlijke eenheden; de armpennen begint bovendien ongeveer gelijktijdig op twee of drie (soms vier) plaatsen. Deze plaatsen, die van jaar op jaar dezelfde zijn, worden ruicentra of foci genoemd. Voor het bestuderen van de rui behoeft in principe slechts



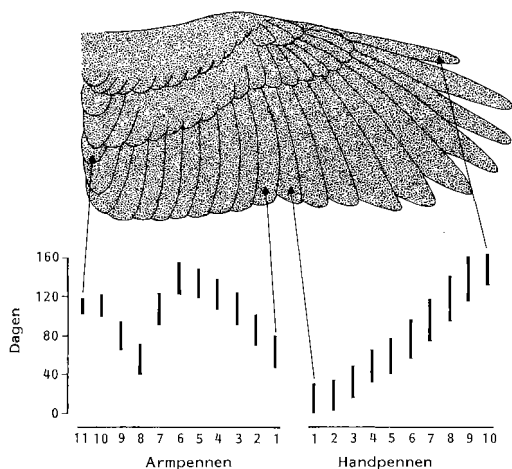
Figuur 1. Positie en nummering van de arm- en handpennen (Zwarte Kraai). Position and numbering of secondaries and primaries (Carrion Crow).



Figuur 2. Uiteinde van de tiende handpen van een Stormmeeuw. Het witte deel van de veer is sterker door slijtage aangetast dan de donkergekleurde delen. *Top of the tenth primary of a Common Gull. The white part of the feather is more affected by wear than the dark coloured parts.*

één vleugel te worden bekeken. In beginsel loopt de voortgang van de rui in de andere vleugel hieraan parallel.

Bij het meest voorkomende ruipatroon begint de rui met het uitvallen van de binnenste (eerste) handpen, en verloopt van daaruit naar buiten (figuur 3). Als de handpenrui al een eindje is gevorderd, begint vanuit twee centra de armpenrui. Bij de Zwarte Kraai *Corvus corone* bijvoorbeeld worden de nummers 1-6 achter elkaar vanaf de buitenste (eerste) armpen gewisseld; de rui van de overige vijf armpennen verloopt vanaf de achtste pen in beide richtingen. Het gehele proces duurt bij de Zwarte Kraai ongeveer vijf maanden (Seel 1976). Hoewel dit patroon model staat voor de rui van een groot aantal vogelsoorten, kan het proces ook op andere wijze plaatsvinden. In het hierna



Figuur 3. Tijdstip en duur (in dagen) van de rui van afzonderlijke slagpennen van *Corvus* spp. De eerste pen valt op dag 0 (gewijzigd naar Seel 1976). *Start of growth and growing period (in days) of individual flight feathers of Corvus spp. (day 0 = start moult first primary).*

volgende zullen de verschillende patronen van slagpenrui afzonderlijk worden behandeld (figuur 4).

Handpennen

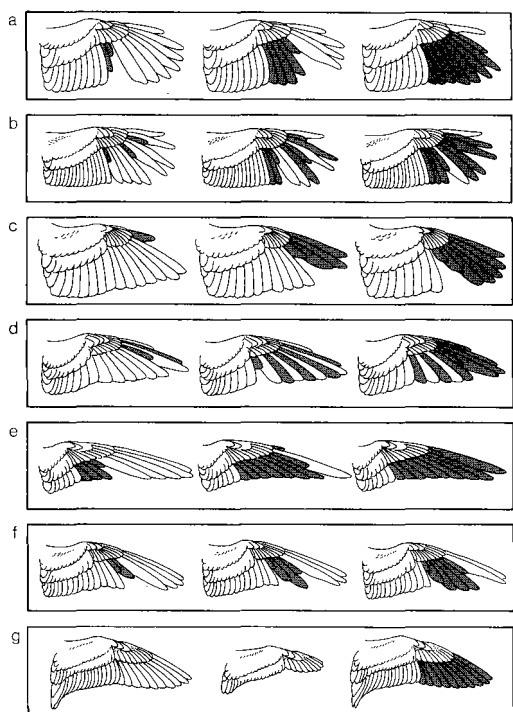
Het handgedeelte van de vleugel telt doorgaans negen tot elf functionele slagpennen, die volgens een van de volgende patronen kunnen worden geruid:

Descendent (buitenwaarts) Een handpenrui die, zoals bij de Zwarte Kraai, van binnen naar buiten verloopt, wordt descendent genoemd. Dit type komt voor bij onder meer stormvogels, kleine roofvogels, hoenders, steltlopers, duiven en zangvogels.

Stapsgewijs descendent Een aantal vogelsoorten vertoont een descendente rui vanuit verscheidene centra. Er zijn dan op verscheidene plaatsen tegelijk groeiende pennen, gescheiden door volgroeide pennen. Dit type rui (*Staffelmauser*) komt onder meer voor bij albatrossen (Harris 1973), aalscholvers (Potts 1971), ooievaars (Bloesch *et al.* 1977), arenden (Prevost 1983) en gieren (Houston 1975).

Ascendent (binnenwaarts) Een zeer klein aantal soorten verwisselt de handpennen in omgekeerde volgorde, dus van buiten naar binnen. Het best onderzocht is deze ascendente handpenrui bij de Grauwe Vliegenvanger *Muscicapa striata* (Diesselhorst 1961, Stresemann 1963, Williamson 1972).

Alternerend ascendent Dit patroon komt voor bij enkele tropische koekoeken. De rui begint aan de buitenkant van de handvleugel, bijvoorbeeld bij



Figuur 4. Ruipatronen handpennen van vliegende vogelsoorten. Voor elk patroon zijn drie stadia weergegeven (nieuwe pennen gestippeld, oude pennen wit). *Patterns of primary moult in flying bird species. Of each pattern, three stages are shown (newly grown feathers shaded, old primaries white).*

(a) Descendent (buitenwaarts) *Descendant*, (b) Stapsgewijs descendent *Stepwise descendant* (Staffelmauser), (c) Ascendent (binnenwaarts) *Ascendant*, (d) Alternerend ascendent *Alternating ascendant* (*transilient*), (e) Convergent, (f) Divergent, (g) Simultaan *Simultaneous*.

nummer 10, waarna alle even genummerde pennen in ascendente volgorde worden gewisseld. Daarna ruien de oneven nummers eveneens ascendent, te beginnen bij nummer 9. De oneven reeks kan ook aan de even reeks voorafgaan. Dit is de eenvoudigste vorm van wat door Stresemann & Stresemann (1966) *transiliente* rui wordt genoemd, en waarbij in andere gevallen in een van beide reeksen ook meer dan één pen kan worden overgeslagen. Nog gecompliceerder wordt het als de binnenste handpennen daaraan niet meedoen, maar tegelijkertijd als een afzonderlijke eenheid in descendente volgorde ruien, zoals dat gebeurt bij de koekoek *Eudynamis*. De rui van de Koekoek *Cuculus canorus* lijkt hier sterk op (Verheyen 1950, Stresemann & Stresemann 1961, 1966).

Convergent De rui verloopt hierbij vanuit de buitenste pen naar binnen en vanuit de binnenste naar buiten. Er zijn dan dus twee ruicentra. Kolibries vormen een van de weinige voorbeelden. De tiende

handpen valt bij deze vogels eerder dan de negende, de overige acht ruien descendente (Williamson 1956, Stresemann & Stresemann 1966). De bij het vorige type behandelde handpenrui van de koekoek *Eudynamis* is in feite een ander voorbeeld.

Divergent Hierbij begint de rui in het midden van de reeks en verloopt van daaruit in beide richtingen. Het divergente type komt onder meer voor bij valken, waar de rui start vanuit de vierde handpen (Stresemann 1958) en bij papegaaien, waar deze begint vanuit de zesde pen (o.a. Hampe 1937, Stresemann & Stresemann 1966).

Simultaan Bij een vrij groot aantal soorten worden de handpennen binnen een tijdsbestek van 1-2 dagen afgestoten, tegelijk met de armpennen. Dan volgt een periode waarin de vogel niet kan vliegen en die, afhankelijk van de grootte van de vogel, twee tot zes weken kan duren. Veel watervogels ruien op deze manier, zoals zeeduikers, futen, eenden en alken. Ook rallen, kraanvogels en flamingo's ruien simultaan.

Onregelmatig Afgezien van kleine onregelmatigheden die binnen elk rui type kunnen voorkomen, is in enkele gevallen sprake van een handpenrui zonder enig patroon. Het betreft meestal niet-vliegende soorten, zoals pinguïns, struisvogels, de Galapagos Aalscholver *Nannopterum harrisi* en enkele niet-vliegende rallesoorten.

Armpennen

Ondanks het feit dat bij de meeste vogelsoorten het aantal armpennen (6-37) groter is dan het aantal handpennen (meestal 9-11), vraagt het verwisselen minder tijd dan het ruien van de handpennen. De armpenrui begint later dan de handpenrui en is meestal eerder voltooid. De armpennen ruien dan ook sneller achtereen en bovendien in minstens twee groepen. In verreweg de meeste gevallen bevindt zich een centrum ter plaatse van de eerste (dus buitenste) armpen, van waaruit de pennen ascendent worden gewisseld, alsmede een meer naar binnen gelegen centrum, van waaruit het proces naar buiten toe (centrum geheel aan de binnenkant) of in beide richtingen verloopt (centrum meer naar buiten toe).

Bij enkele vogelgroepen, zoals stormvogels, ooievaars, roofvogels en uilen, wordt daarnaast ook vanuit de vijfde pen geruid, en wel ascendent, zodat bij deze soorten drie ruicentra zijn aan te wijzen. Het bestaan van dit centrum wordt wel in verband gebracht (Miller 1941) met het feit dat de ruimte tussen de vierde en de vijfde armpen twee reeksen pennen van verschillende embryonale oorsprong scheidt (*diastataxic break*, van Tyne & Berger 1976).

Bij grote vogels met veel armpennen (gieren) lijkt soms nog een vierde ruicentrum te zijn tussengevoegd (Houston 1975).

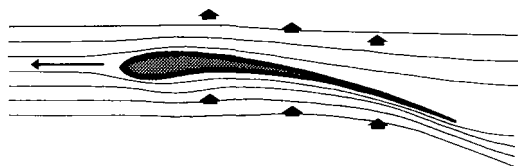
Functionele overwegingen

Uit het voorafgaande blijkt dat er binnen de vogelwereld grote verschillen bestaan in het gevolgde ruipatroon. Daarnaast kunnen er verschillen bestaan in de timing van het proces, zowel tussen soorten als binnen een soort op het niveau van populaties. Enige kennis van aerodynamica, anatomische en fysiologische karakteristieken van soorten, alsmede van hun oecologie kan veel van deze verschillen enigszins begrijpelijk maken.

Aerodynamische randvoorwaarden en ruivolgorde

Bij de meeste vogelsoorten worden, zoals reeds gezegd, slechts enkele pennen tegelijk gewisseld, waardoor het vliegvermogen tijdens de rui niet verloren gaat. Uit het overzicht blijkt dat, op enkele uitzonderingen na, in ieder geval de buitenste handpennen van binnen naar buiten worden geruid. Soorten die het vliegvermogen geheel hebben verloren, zoals de Galapagos Aalscholver, hebben deze ruivolgorde verloren. Het proces verloopt bij deze vogels onregelmatig. Dit suggereert dat er een verband is tussen het vliegvermogen en descendente handpenrui. Dat verband is in de literatuur niet eerder gelegd, en dat is wellicht de oorzaak van het ontbreken van afdoende verklaringen voor het bestaan van strakke ruipatronen. De theorie die in deze paragraaf naar voren wordt gebracht, is een poging die leemte op te vullen.

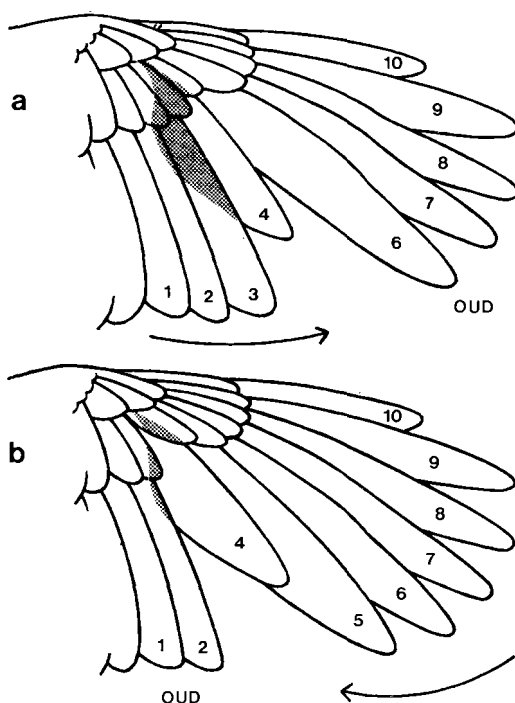
Bij een vliegende vogel staat de vleugel iets schuin ten opzichte van de aanstromende lucht, waardoor onder de vleugel een overdruk ontstaat en boven de vleugel een onderdruk (figuur 5). Op die manier ontstaat een opwaartse kracht, die de vogel in de lucht houdt. Aan de vleugelranden en vooral aan de vleugelpunten veroorzaakt die kracht een opwaartse luchtstroom, doordat daar lucht van onder de vleugel naar boven kan stromen (Savile 1957). Bij een niet-ruiende vleugel voorkomt de dakpansgewijze schikking van de pennen



Figuur 5. Dwarsdoorsnede door een vleugel tijdens de vlucht. De dunne pijl geeft de vliegrichting aan, de dikke pijlen geven de richting aan van de opwaartse kracht. *Cross section through wing during flight. The direction of flight is shown by the thin arrow, the bold arrows indicate the direction of upward pressure.*

(waarbij de buitenste van een willekeurig tweetal telkens de onderste is) dat individuele slagpennen door deze krachten naar boven worden gedrukt. Bij veel roofvogels wijken de slagpennen aan de vleugeltop ver uiteen. Onbeschermde door de buurpennen zien wij deze dan ook vaak ver naar boven doorbuigen.

Tijdens de rui zijn groeiende pennen extra kwetsbaar, doordat de basis van de schacht nog niet is verhoornd. Uit figuur 6 blijkt dat bij descendente rui de groeiende pen beter tegen de opwaartse luchtstroom is beschermd dan bij ascendente rui. Wanneer bij descendente rui (figuur 6a) een pen uitvalt, zoals de vijfde in dit geval, is de aan de buitenkant daarvan liggende (zesde) pen die dan minder bescherming geniet, een oude volgroeide pen met een volledig verhoornde schacht, waardoor het doorbuigen wordt voorkomen. De nog groeiende vierde pen aan de binnenkant van het "gat" wordt tegen de reeds volgroeide derde pen gedrukt, en zo beschermd tegen verder doorbuigen. De microstructuur van de veren (d.w.z. de



Figuur 6. Ruiende vleugels met groeiende vierde handpen. *Moulting bird wings with growing fourth primary.*

(a) bij descendente ruivolgorde (vijfde handpen zojuist afgestoten), evenals de ermee corresponderende dekveer descendente moulting sequence with fifth primary just shed, together with the primary covert), (b) bij ascendente ruivolgorde (derde handpen zojuist afgestoten), evenals de ermee corresponderende dekveer ascendant moulting sequence (third primary just shed, together with the primary covert). Het door de bovenliggende veren beschermde deel van de groeiende pen is gearceerd; de pijl geeft de richting van de rui aan. *Parts of growing feather protected by other feathers against upward pressure shaded; arrow indicates direction of moult.*

haakjes, die vooral aan de bovenzijde van de veren aanwezig zijn), voorkomt daarbij dat de groeiende vierde pen langs de derde wordt geblazen. Bij ascendente rui (figuur 6b) is het juist de groeiende vierde pen die, na het uitvallen van de volgende pen in de reeks (de derde), "bovenop" ligt. Hoewel hij van onderen gedeeltelijk door de vijfde wordt afgeschermd, wordt, doordat de weke binnenkant van de vijfde pen gemakkelijk meegeeft, een groot deel van de opwaartse luchtstroom doorgegeven aan de vierde. Omdat de derde pen ontbreekt, bestaat het gevaar dat de groeiende pen omhoog wordt gedrukt en bij de basis wordt beschadigd (schachtbreuk). Door de rui van de slagpendekveren wordt dat effect nog eens versterkt. Elke handpen heeft een eigen dekveer, die vanaf de basis van de handpen schuin naar buiten is gericht, en dus ook een deel van de volgende handpen bedekt. De dekveer valt tegelijk met zijn slagpen uit en daardoor is een groeiende pen bij ascendente rui nog eens extra onbeschermd (figuur 6b).

De afwijkende ruipatronen die bij enkele kleine taxonomische eenheden worden gevonden, worden vaak verklaard uit toevallige veranderingen in het erfelijk materiaal (Stresemann 1967). Dat geldt in het bijzonder voor de Grauwe Vliegenvanger, waarbij behalve de handpenrui ook de arm- en staartpenrui (van buiten naar binnen in plaats van andersom, zoals bij de meeste zangvogels) is omgekeerd (Stresemann 1963). Toch is waarschijnlijk in sommige situaties een ascendente ruivolgorde voordeliger dan een descendente. De Grauwe Vliegenvanger is namelijk een vogelsoort die vaak biddend foerageert. Bij biddend vliegen, staat de vogel als het ware rechtop in de lucht, zodat de op- en neerwaartse slagen veranderen in een achter- en voorwaartse. Daarbij is tijdens de achterwaartse slag de onderzijde van de vleugel naar boven gekeerd. De beide slagen zijn dan gelijkwaardig en veroorzaken zowel aan de voor- als achterzijde een opwaartse kracht. De tijdens de voorwaartse slag werkzame krachten zijn te vergelijken met de krachten die voor de horizontale vlucht zijn beschreven, waarbij dus een descendente rui van voordeel zou zijn. Tijdens de achterwaartse slag werken de krachten echter op de bovenkant van de pennen en zou juist een ascendente rui van voordeel zijn. Tijdens het bidden is juist de achterwaartse slag de zwakste schakel, en kan ascendente rui daarom een functionele aanpassing zijn. Ook de verklaring voor de convergente rui van kolibries zou in deze richting kunnen worden gezocht.

Bij een deel van de ascendente ruiende soorten wordt het probleem van schachtbreuk bij normale vlucht ondervangen door een alternerende (transiliënte) volgorde. Door telkens een pen over te slaan, blijft de buurpen aan de binnenzijde van een groeiende pen altijd staan, zodat schachtbreuk kan worden voorkomen. Ook het ascendente deel van

de divergente rui van enkele papegaaien verloopt transiliënt (Stresemann & Stresemann 1966).

Vooral omdat elke groeiende pen zowel van boven als van onderen bescherming geniet, lijkt een alternerende rui, ook met een descendente verloop, als een geschikt patroon naar voren te komen. Alternerende rui komt toch maar weinig voor. Dit heeft mogelijk te maken met het feit dat dan een groter aantal plekken in de vleugel aanwezig is; mogelijk ook is een dergelijke volgorde fysiologisch moeilijk te bewerkstelligen.

Het lijkt op het eerste gezicht wat vreemd dat bij een descendente handpenrui de buitenste armpennen ascendente ruilen. Vanuit de hiervoor gepresenteerde theorie lijkt deze volgorde immers onvoordelig. In een gespreide vleugel bestaat bij de armpennen echter een grotere onderlinge overlap dan bij de handpennen, en ook de bedekking door de bovenvleugeldekveren is groter. Tijdens de neerwaartse slag in actieve vlucht werkt, door de geringere uitwijking, op de armpennen bovendien een minder grote kracht dan op de handpennen. Tenslotte zijn de armpennen meestal korter dan de handpennen. Dat alles maakt de druk per pen en daarmee het gevaar voor schachtbreuk waarschijnlijk minder groot dan bij de handpennen. Selectiedruk zou dan aan de armpennen een minder strak ruipatroon hebben opgelegd dan aan de handpennen. Het algemene patroon vertoont bij de armpennen dan ook vaker onregelmatigheden. Met name de binnenste armpennen, waarbij de overlap het grootst en de slaguitwijking het kleinst is, worden vaak zeer snel achtereen gewisseld. Doordat naar binnen toe de slaguitwijking kleiner wordt, terwijl de overlap wat toeneemt, levert de armpenrui bij een vliegende vogel waarschijnlijk minder aerodynamisch en energetisch nadeel op naarmate het proces vordert in de richting van het lichaam. Het nadeel is dus het geringst op het moment dat de handpenrui, die buitenwaarts verloopt, tot de zwaarst belaste buitenste pennen is gevorderd, zodat voor de rui van de laatste relatief veel energie beschikbaar is.

Opvallend is dat bij de Grauwe Vliegenvanger ook de armpenrui afwijkt, en wel zodanig dat de buitenste armpennen het laatst worden gewisseld, wanneer de ascendente handpenrui inmiddels tot de binnenste pennen is gevorderd (Stresemann 1963). Convergente en divergente ruiers wisselen soms de buitenste arm- en handpennen tegelijkertijd, en bovenstaande theorie gaat dus niet altijd op.

Een gelijktijdig begin van de ascendente armpenrui en descendente handpenrui zou gevaar voor schachtbreuk opleveren bij de eerste handpen en zou een extra grote opening in de vleugel veroorzaken. Dat wordt meestal voorkomen, doordat de eerste armpen pas wordt afgestoten als de nieuwe binnenste handpen is volgroeid.

Vleugelbelasting en snelheid van het ruiproces

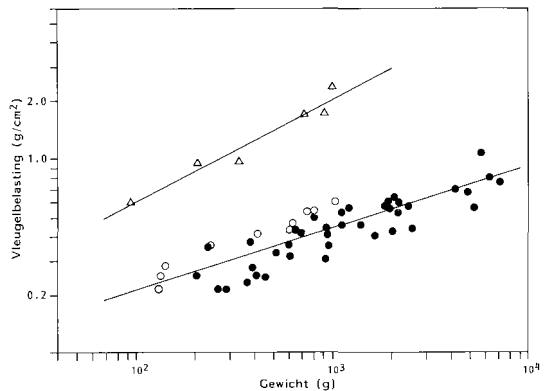
De snelheid waarmee het ruiproces verloopt, hangt enerzijds af van de snelheid waarmee afzonderlijke pennen kunnen groeien, anderzijds van het aantal tegelijkertijd groeiende pennen. De groeisnelheid van veren is beperkt, onder meer door celdelings-snelheid (Prevost 1983). Het aantal tegelijkertijd groeiende pennen speelt in de snelheid van het proces dus de grootste rol. Dit aantal is waarschijnlijk sterk afhankelijk van de vleugelbelasting. Om in de lucht te kunnen blijven, moet een vogel een zo klein mogelijke vleugelbelasting hebben, dat wil zeggen dat zijn gewicht klein moet zijn in verhouding tot zijn vleugeloppervlakte. Vogels met een grote belasting moeten om te kunnen blijven vliegen een grotere snelheid hebben, en dat geeft tenslotte problemen bij start en landing (Pennycuik 1975). Dergelijke vogels moeten een aanloop nemen tot hun minimaal vereiste vliegsnelheid is bereikt, of van een hoogte springen om in de lucht te geraken. Bij een aantal zeevogelsoorten is vooral de landing bij ontbreken van voldoende tegenwind nogal onbeholpen. Bij albatrossen komt het voor dat vogels bij het landen over de kop slaan of zelfs hun vleugels breken (Warham 1977).

Door het verlies van slagpennen neemt de vleugeloppervlakte af, zodat de belasting (ook per pen) groter wordt. Wil de vogel zonder al te grote risico's en kosten (de benodigde spierkracht is evenredig met de vliegsnelheid: Pennycuik 1975) blijven vliegen, dan moet het aantal tegelijk groeiende pennen beperkt worden gehouden. Voor vogels met een grote belasting geldt dat het sterkst, en daar duurt het totale proces dan ook langer dan bij soorten met een kleine belasting.

Omdat het lichaamsgewicht met de derde macht van de lichaamslengte toeneemt, en de vleugeloppervlakte slechts met het kwadraat, hebben grote vogels in het algemeen een grotere vleugelbelasting dan kleine (figuur 7). Daar komt bij dat de beschikbare spierkracht minder snel toeneemt dan de benodigde kracht om te vliegen, waardoor steeds minder "reserve" overblijft (Storer 1960, Brown 1961, Gould 1966, Pennycuik 1975). Dit betekent dat de pennen steeds minder snel achtereen kunnen worden geruid. Bij de grootste vogels zien wij dan ook dat de vleugelbelasting tijdens de rui het minst wordt vergroot. Dit wordt bereikt door een pen niet uit te laten vallen voordat de vorige in de reeks geheel volgroeid is. De brede aangrenzende pennen vangen dan het gevallen gat zodanig op dat van oppervlakteverkleining of vormaantasting nauwelijks sprake is. De groeiende pen krijgt zo een maximale bescherming. De ruisnelheid is bij grote vogels nog eens extra traag, doordat de groeisnelheid van de veren niet evenredig toeneemt met de lengte van de pennen. Alleen kleine roofvogels, zoals sperwers, haviken, kiekendieven en wouwen,

slagen er daarom in al hun handpennen binnen één seizoen te wisselen, grotere vogels uit deze groep doen daar langer over. Bij de Rüppels Gier *Gyps rueppellii* is een handpen pas na een maand of drie volgroeid en het gehele ruiproces van de handpennen kan drie of vier jaar duren (Houston 1975). Ondertussen begint wel elk jaar een nieuwe cyclus, zodat tenslotte vier cycli tegelijkertijd actief kunnen zijn, en vier tot vijf generaties pennen in dezelfde vleugel kunnen voorkomen. De buitenste pennen van de eerste generatie worden dus pas na vier jaar vervangen. Daarna worden in principe alle pennen jaarlijks geruid, zij het vanuit verschillende cycli. Op deze manier ontstaat de stapsgewijze rui of *Staffelmauser*. Ook in andere families zien wij stapsgewijze rui ontstaan, naarmate vogels groter worden; zo ruien Dwergaalscholvers *Phalacrocorax pygmaeus* enkelvoudig descendent, grotere vogels als Kuifaalscholver *P. aristotelis* stapsgewijs (Potts 1971).

Bij sterns komt een ander type stapsgewijze rui voor. Daar vangt een tweede cyclus, en soms een derde, nog in hetzelfde seizoen aan (Ashmole 1968). De eerste cyclus wordt binnen dat seizoen voltooid; daarmee eindigt het gehele proces, om zich het volgende jaar te herhalen. De tweede en derde cyclus worden dus nooit afgemaakt. Stresemann & Stresemann (1966) noemen de twee varianten respectievelijk continue en periodieke stapsgewijze rui. Bij sterns is geen sprake van een grote vleugelbelasting en het ontstaan van dit ruitype moet dus een andere oorzaak hebben. Het feit dat enkele zwartvleugelige soorten de handpennen slechts enkelvoudig descendent ruien, doet een ver-



Figuur 7. Verband tussen vleugelbelasting en gewicht bij alken (Δ) en roofvogels uit de suborde van de Accipitres (○ = haviken en sperwers, ● = zweefvliegers als kiekendieven, buizerds, arenden en gieren, groepen waarbij vleugelbelasting en vliegsnelheid lager zijn dan bij de eerste groep) (gegevens uit Müllenhoff 1885, Magnan 1922, Poole 1938, Brown & Amadon 1968, Warham 1977). Relationship between wing loading and body weight of alcedines (Δ) and birds of prey (○ = goshawks and sparrow hawks, ● = soaring species, like harriers, buzzards, eagles, and vultures, groups in which wing loading and flight speed is lower than in non-soaring species).

band vermoeden met het verschil in slijtage tussen witte en zwarte pennen. Er zijn echter ook uitzonderingen in beide groepen (Roselaar 1985).

Dat een stapsgewijze rui in principe niet gebonden is aan de descendente volgorde, blijkt uit het feit dat in sommige gevallen ook bij armpenrui een stapsgewijs verloop voorkomt. Een fraai voorbeeld hiervan leveren Bloesch *et al.* (1977), die enige jaren achtereenvolgende jaren in gevangenschap gehouden Ooievaars *Ciconia ciconia* regelmatig controleerden. Door de veel voorkomende onregelmatigheden is onderzoek met behulp van balgen of eenmalige beschrijvingen van levende vogels minder geschikt om het mechanisme van de armpenrui te ontrafelen. De kennis hieromtrent is daardoor nog beperkt. Wellicht zullen in de toekomst schijnbare onregelmatigheden bij andere grote vogels eveneens aan stapsgewijze armpenrui kunnen worden toegeschreven.

Ook de meeste simultaanruiers zijn te vinden onder soorten met een relatief grote vleugelbelasting. In tegenstelling tot de stapsgewijze ruiers betreft het bij de simultaanruiers echter in slechts enkele gevallen soorten met een groot lichaamsgewicht (kraanvogels, flamingo's, zwanen). Onder de overige soorten zijn opvallend veel duikvogels, waarbij de grote belasting een gevolg is van de relatief kleine vleugeloppervlakte. Het sterkst geldt dat voor de alken (figuur 7). De leden van deze familie bewegen zich ook tijdens het duiken met behulp van de vleugels voort. Tijdens dit vliegen onder water hoeft door de vleugels geen opwaartse kracht te worden opgewekt, en een grote vleugeloppervlakte zou dan nadelig zijn, doordat daarmee meer weerstand wordt ondervonden dan met kleine vleugels. De alkeuvleugel vormt dus als het ware een compromis tussen de ideale vleugel om mee te vliegen en een om mee te zwemmen (Storer 1960, Pennycuik 1987).

Een aantal soorten kleinere alken uit de Stille Oceaan heeft een descendente handpenrui, maar andere soorten uit deze familie ruien simultaan. De grootste nog levende soort, de Zeekoet *Uria aalge*, heeft een zo hoge vleugelbelasting (en benodigde minimumsnelheid om op te vliegen) dat het verlies van één pen het vliegvermogen waarschijnlijk al ernstig zou aantasten. Simultaanrui verkort dan simpelweg de periode van ongemak. Bij de Zeekoet (1 kg) is in de lijn van de alken waarschijnlijk de grens bereikt van de mogelijkheid tot vliegen. Bekend is dat de zwaardere Reuzenalk *Pinguinis impennis* deze kunst niet machtig was, en ook de nog levende pinguïnsorten, die op dezelfde wijze onder water zwemmen, maar niet kunnen vliegen, zijn zwaarder dan 1 kg.

Bijzonder fraai sluit hierbij het geval van de duikstormvogels aan. De soorten uit deze stormvogelfamilie zwemmen op dezelfde manier als alken en pinguïns. Zij hebben door hun kleine vleugelop-

pervlakte een grote vleugelbelasting, die geheel in de regressielijn van de alken past. Als enige stormvogels ruien deze soorten simultaan (Warham 1977).

Simultaanrui als technisch logische oplossing is bij duikende zeevogels ook in de praktijk aanvaardbaar, omdat de vogels tijdens het foerageren niet rechtstreeks van hun vliegvermogen afhankelijk zijn, terwijl de leefomgeving en het duikvermogen samen voldoende bescherming bieden. Dat geldt ook voor de overige duikvogels, die, ondanks dat deze hun vleugels onder water niet of nauwelijks gebruiken, eveneens een relatief grote vleugelbelasting hebben. Kleinere vleugels sluiten beter aan op het lichaam en misschien kan daardoor de lucht effectiever uit het verenpak worden weggedrukt als de vogel voor het duiken probeert zijn dichtheid te vergroten. Uit getallen van Rayner (1988) blijkt dat duikende eendesoorten in het algemeen een hogere belasting hebben dan niet-duikende soorten. (Rayner zelf constateert alleen een hogere belasting bij noordelijker levende soorten en ziet daarin een verband met hogere vliegsnelheid en grotere trekafstand.) Aalscholvers, de enige duikers die niet simultaan ruien, hebben relatief grote vleugels en bereiken de beoogde dichtheidsverhoging door het water tussen de veren te laten doordringen. De vleugels moeten dan steeds worden gedroogd, maar daartegenover staat het voordeel van een relatief kleine vleugelbelasting tijdens de vlucht.

Oecologische randvoorwaarden en timing van de rui

Een ruiende vogel verbruikt door de groei van de nieuwe veren, de enigszins verstoorde warmtehuishouding, en de hogere vlieggkosten ongeveer 10-20% meer energie dan een niet-ruiende soortgenoot (Payne 1972). Tijdens de rui neemt de verbrandingssnelheid vaak toe (Payne 1972); ook de lichaamstemperatuur kan verhoogd zijn (Newton 1968). De meest gunstige tijd voor de rui is dus een periode waarin geen andere kostbare processen, zoals broeden en trek, plaatsvinden, en waarin voldoende voedsel beschikbaar is. Een warme periode heeft daarbij tot voordeel dat de extra isolatiekosten laag zijn. In de gematigde streken van het noordelijk halfrond vindt de slagpenrui vaak geheel of gedeeltelijk plaats in de periode na de broedtijd. De duur van de ruiperiode kan sterk verschillen en hangt onder meer af van de ligging van het broedgebied. Voor arctische broedvogels is na de broedtijd maar weinig tijd beschikbaar. De gevolgde ruistrategie zal hierop dus moeten worden afgestemd.

Veel zangvogels in onze streken zien kans hun handpenrui geheel te doorlopen in de periode tussen broedtijd en najaarstrek (indien daarvan

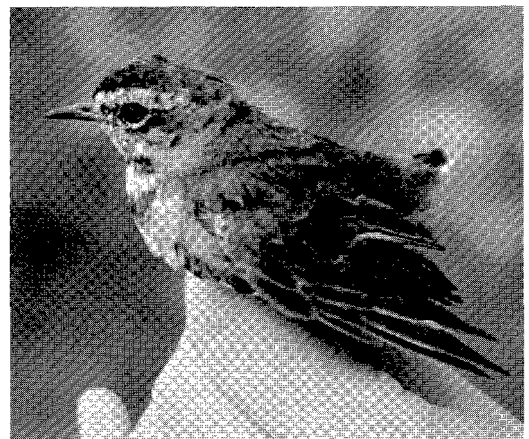
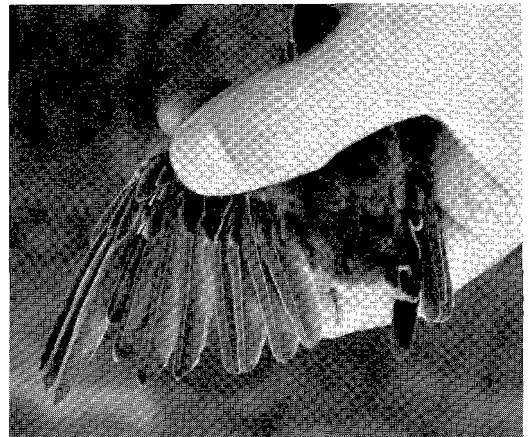
sprake is). Bij zangvogels kan de duur van de handpenrui binnen een soort sterk variëren. Noordelijke populaties van een soort beëindigen hun slagpenrui soms beduidend sneller dan zuidelijke. Zo noemen Mathew & Naik (1986) als minimale duur voor de handpenrui van de Huismus *Passer domesticus* in India drie maanden, terwijl Engelse soortgenoten hetzelfde proces in 60 dagen afronden (Ginn & Melville 1983), en zijn Witte Kwikstaarten *Motacilla alba* in Finland met 45-50 dagen anderhalf keer zo snel als hun Engelse soortgenoten (Ginn & Melville 1983). Het versnellen van de rui gebeurt in dit soort gevallen vooral door vergroting van het aantal tegelijk groeiende pennen (Prevost 1983). Noordelijke populaties van onder meer Fitis *Phylloscopus trochilus* en Blauwborst *Luscinia svecica* laten hun pennen zelfs zo snel achtereen vallen (figuur 8) dat het vliegvermogen tijdelijk verloren kan gaan (Haukioja 1971). Bij een minder extreme verkorting van de ruiperiode kunnen vogels met een kleine vleugelbelasting hun ruisnelheid verhogen zonder dat dit verlies van het vliegvermogen tot gevolg heeft. Proeven met Huismussen (Blackmore 1969) tonen aan dat versnelling van de rui een direct gevolg kan zijn van de lagere omgevingstemperatuur in het noorden. De rui van de Fitis is in dit verband interessant. Dit is een van de weinige soorten die de slagpennen per jaar twee keer ruit. De eerste volledige handpenrui vindt plaats in het broedgebied en duurt 30-40 dagen, de tweede, in het Afrikaanse overwinteringsgebied, 60-80 dagen (Ginn & Melville 1983).

Soorten met een grote vleugelbelasting en een langdurige handpenrui (dus vooral grotere vogels) hebben vaak niet voldoende aan de tijd tussen broeden en trekken. De trek wordt slechts zelden met ruiende vleugels ondernomen. De meest gevolgde strategieën zijn dan (1) overlap van de ruiperiode met de broedtijd, (2) onderbreking van de rui voor het begin van de trek (*suspended moult*, soms wordt de rui na de trek niet hervat, men spreekt dan van *arrested moult*), (3) uitstel van de rui tot na de trek, en (4) stapsgewijze rui (slechts de allergrootste stapsgewijs ruiende soorten ruien het gehele jaar door). Verder kunnen combinaties van de eerste twee strategieën voorkomen, evenals onderbrekingen of vertragingen tijdens de broedcyclus. Binnen een soort kunnen verschillende populaties verschillende strategieën volgen, bijvoorbeeld in verband met verschillen in geografische ligging van de broedgebieden en in trekgedrag. Zo ruien arctische populaties van de Bontbekplevier *Charadrius hiaticula* hun handpennen pas in het overwinteringsgebied, terwijl zuidelijker populaties, zoals die in Engeland, in het broedgebied een volledige vleugelryi voltooien (Stresemann 1967). Theoretisch kunnen ook binnen een populatie verschillen in ruistrategie voorkomen, bijvoorbeeld doordat vogels waarvan de eieren of jongen verlo-

ren zijn gegaan, voldoende tijd hebben om de gehele cyclus voor de trek af te werken, terwijl succesvolle soortgenoten daar niet in slagen. Iets dergelijks werd door Harris (1973) geconstateerd bij de albatros *Diomedea irrorata*.

Synthese

Met behulp van het gepresenteerde overzicht en de daaropvolgende functionele beschouwingen kan een model worden geconstrueerd waarin de slagpenrui van de meeste vliegende vogelsoorten een plaats heeft (basale schema, figuur 9). Er zijn twee basisvolgorden waarin de pennen worden gewisseld: (1) descendente rui en (2) ascendente rui. Deze kunnen worden gecombineerd tot (3) divergente of (4) convergente rui, en/of door scheiding van even of oneven reeksen worden gemodificeerd tot (5) alternerende (transiliënte) rui. Een rui patroon kan vervolgens zijn vertraagd, respectievelijk zijn versneld tot (6) stapsgewijze rui en (7) simultaanrui.



Figuur 8. Blauwborst in Zweden in zware slagpenrui; slechts tien van de 19 slagpennen zijn volgroeid, waardoor het vliegen ernstig wordt bemoeilijkt (Åke Lindström). *Bluethroat from Sweden in heavy moult; only ten out of the 19 flight feathers are fully grown, as a result of which full flight is hampered.*



Witte Kwikstaart, 18 september 1985, Öland, Zweden (Harry Koks). *White Wagtail Motacilla alba*.

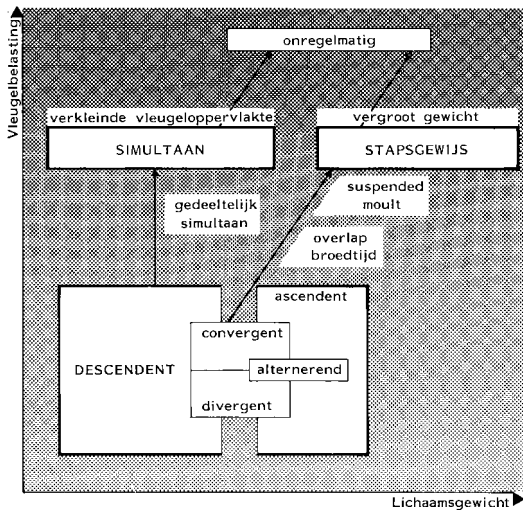
Eerder is reeds gesteld dat de krachten die tijdens de vlucht op de handpennen werken, voor een groot deel bepalend zijn voor de ruivolgorde. Een descendente rui is de eenvoudigste manier om die krachten het hoofd te bieden. Een afwijkende, dat wil zeggen geheel of gedeeltelijk ascendente, ruivolgorde van de handpennen wordt in veel gevallen gecorrigeerd door modificatie tot een alternerende (transiliënte) ascendente rui. Bij de armpennen hebben de genoemde krachten per pen veel minder invloed, en hun rui patroon wordt niet in de eerste plaats bepaald door aerodynamische factoren, maar door het verloop van de handpenrui.

Onder invloed van een grote vleugelbelasting kan in principe elke variant worden vertraagd tot stapsgewijze rui, respectievelijk versneld tot simultane rui. Dit zijn twee gelijkwaardige oplossingen, waarvan de keuze afhangt van de leefwijze en leefomgeving van de soort.

De groep simultaanruiers bestaat voornamelijk uit middelgrote soorten met een aquatische leefwijze. Open water, duikvermogen of moeilijk toegankelijke oevervegetatie (rallen en kleinere reigers die gedeeltelijk simultaan ruilen) bieden de vogels voldoende mogelijkheden om zich in de ruiperiode, waarin zij niet kunnen vliegen, voedsel en veiligheid te verschaffen, zodat de druk om het behoud van het vliegvermogen minder is. Slagpenrui kan

dan in een korte voedselrijke periode worden geconcentreerd. Naarmate vogels groter worden, neemt de groeitijd van de afzonderlijke pennen toe en daarmee ook de duur van de periode dat deze soorten niet kunnen vliegen. Flamingo's en kraanvogels, die zo'n anderhalve maand niet tot vliegen in staat zijn, lijken een deel van dat probleem te ondervangen door niet elk jaar te ruilen. Ook bij enkele ganzesoorten komt dat voor (Summers 1983). Soms worden ruijaren dan afgewisseld met reproductief succesvolle jaren (flamingo's: Stresemann & Stresemann 1966). De meeste grote vogels zijn echter sterk afhankelijk van hun vliegvermogen (roofvogels), zodat stapsgewijze rui meer voor de hand ligt, omdat bijvoorbeeld een gier dan zo'n 22 maand niet zou kunnen vliegen. Theoretisch kan het aantal tegelijk aanwezige actieve cycli tot vijf worden opgevoerd, voordat stapsgewijze rui aan zijn specifieke voordelen voorbijschiet (daarboven kunnen niet meer alle groeiende pennen door volgroeide zijn gescheiden). Niettemin worden ook bij vier of vijf cycli de capaciteiten van de vleugel permanent verminderd, omdat continu moet worden geruid. De rui zelf vormt dan een grensfactor voor de grootte die een vliegende vogel kan bereiken.

Er zijn maar weinig soorten die in het hier geschetste patroon geen plaats vinden. Afwijkingen,



Figuur 9. Plaats van de verschillende typen handpenrui in relatie tot vleugelbelasting en lichaamsgewicht (vgl. figuur 7). *Position of the primary moult in relation to wing loading and body weight (cf. fig. 7).*

zoals geheel of gedeeltelijk ascendente handpenrui, zijn meestal slechts voor één soort of een kleine groep soorten specifiek, zodat het voor de hand ligt te denken aan een toevallige verandering van erfelijk materiaal (Grauwe Vliegenvanger). Ook de nauwe verwantschap tussen grote simultaanruiers en grote groepen kleinere vogels die zo ruiën (kraanvogels-rallen, flamingo's-eendachtigen) geeft in dit verband te denken. In het algemeen echter wordt rui zozeer door lokale omstandigheden bepaald dat tot op het niveau van populaties belangrijke verschillen kunnen bestaan. Verder vertonen volstrekt ongerelateerde groepen vaak parallele rui patronen, zodat het fenomeen rui maar weinig voer voor taxonomen biedt. Rui is in hoge mate een adaptief proces.

Dankwoord Dit verhaal is ontstaan uit een studie-onderdeel aan de Rijksuniversiteit Groningen (Vakgroep Gedragsbiologie, Prof. R. H. Drent), dat werd begeleid door Theunis Piersma. Behalve aan hem ben ik onder meer dank verschuldigd aan Albert J. Beintema, Arie L. Spaans en Alle A. N. de Wit, die met hun ideeën de gepresenteerde beschouwingen hebben helpen vorm geven.

Summary

This review paper summarizes the various patterns of primary moult and discusses their function. Some new ideas concerning the functional aspects of moult patterns are presented.

In general, replacement of flight feathers proceeds in a regular sequence. Within a species or species group all individuals basically follow the same pattern, but between species or species groups considerable differences can exist, especially in the sequence of replacement of the

secondaries. Patterns of moult are now believed to be highly adaptive. Flight feathers will be replaced in a sequence that gives the growing feathers maximal protection and affects the power of flight as little as possible.

Primary moult usually follows an outward or descendant order; a small number of species show (partly) an inward or ascendant moult. It is suggested that descendant replacement is the easiest way to prevent a growing primary from being bent upward by lift forces during flight. In strictly ascendant moulting species a shedded primary will leave the still growing fresh primary underneath unprotected, as a result of which it possibly can be damaged at its vulnerable base. This problem can be solved by moulting odd and even primaries in separate series, as occurs in the partly alternating (transilient) ascendant moult of cuckoos and parrots.

Secondaries are believed to be less affected by aerodynamic forces operating during flight, due to their smaller size and denser spacing. The timing and sequence of their replacement (in most cases largely ascendant) is likely to be influenced by the aerodynamic and energetic demands of the primary moult.

The duration of replacement of all flight feathers is linked to the wing loading of the species concerned. In general, larger birds have larger wing-loadings and thus must replace their flight feathers more slowly if the ability of flight is not to be lost. This results in stepwise moult (*Staffelmauser*) in the largest species, where a new moult cycle starts before the preceding one has been completed.

A number of species which are less dependent on flight (mainly aquatic, often diving species) shed their flight feathers simultaneously, shortening the period of inconvenience to only a few weeks.

In many cases large migrants are not able to complete primary moult within the period between the breeding season and the autumn migration. In most of these cases moult is interrupted just prior to migration (suspended moult). Since the time available between breeding and migration changes with latitude, considerable differences in timing and duration of moult can occur between populations of one species. The highly adaptive flexibility of the process of feather replacement is again evident in this case.

Literatuur

- ASHMOLE N. P. 1968. Breeding and molt in the White Tern (*Gygis alba*) on Christmas Island, Pacific Ocean. *Condor* 70: 35-55.
- AVERILL C. K. 1923. Black wing tips. *Condor* 25: 57-59.
- BLACKMORE F. H. 1969. The effect of temperature, photoperiod and moult on the energy requirements of the House Sparrow, *Passer domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 30: 433-444.
- BLOESCH M., DIZERENS M. & SUTTER E. 1977. Die Mauser der Schwungfedern beim Weissstorch, *Ciconia ciconia*. *Orn. Beob.* 74: 161-188.
- BROWN L. & AMADON D. 1968. Eagles, hawks and owls of the world, 1. McGraw-Hill, New York.
- BROWN R. H. J. 1961. Flight. In A. J. MARSHALL, *Biology and comparative physiology of birds* 2: 289-305. Academic Press, New York.
- DIESSELHORST G. 1961. Ascendente Handschwingen-Mauser bei *Muscicapa striata*. *J. Orn.* 102: 360-366.
- GINN H. B. & MELVILLE D. S. 1983. Mould in birds. (Guide 19) British Trust for Ornithology, Tring.

- GOULD S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41: 587-640.
- HAMPE H. 1937. Zur Biologie des Rosellasittichs, *Platyercus eximius*. *J. Orn.* 85: 175-186.
- HARRIS M. P. 1973. The biology of the Waved Albatross *Diomedea irrorata* of Hood Island, Galapagos. *Ibis* 115: 483-510.
- HAUKIOJA E. 1971. Flightlessness in some moulting passerines in northern Europe. *Ornis fenn.* 48: 101-116.
- HOUSTON D. C. 1975. The moult of the White-backed and Rüppell's Griffon Vulture *Gyps africanus* and *G. rueppellii*. *Ibis* 117: 474-488.
- MAGNAN A. 1922. Les caractéristiques des oiseaux suivant le mode de vol. *Annls Sci. nat.* 10 (5): 125-334.
- MATHEW K. L. & NAIK R. M. 1986. Interrelation between moulting and breeding in a tropical population of the House Sparrow *Passer domesticus*. *Ibis* 128: 260-265.
- MILLER A. H. 1941. The significance of molt centers among the secondary remiges in the Falconiformes. *Condor* 43: 113-115.
- MÜLLENHOFF K. 1885. Die Größe der Flugflächen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 35: 407-453.
- NEWTON I. 1968. The temperatures, weights, and body composition of molting Bullfinches. *Condor* 70: 323-332.
- PALMER R. S. 1972. Patterns of molting. In D. S. FARNER & J. R. KING, *Avian biology* 2: 65-102. Academic Press, New York.
- PAYNE R. B. 1972. Mechanisms and control of molt. In D. S. FARNER & J. R. KING, *Avian biology* 2: 103-155. Academic Press, New York.
- PENNYCUICK C. J. 1975. Mechanics of flight. In D. S. FARNER & J. R. KING, *Avian biology* 5: 1-75. Academic Press, New York.
- PENNYCUICK C. J. 1987. Flight of seabirds. In J. P. Croxall, *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*, p. 43-62. Cambridge University Press, Cambridge.
- POOLE E. L. 1938. Weights and wing-area of 143 species of North American birds. *Auk* 55: 511-517.
- POTTS G. R. 1971. Molt in the Shag *Phalacrocorax aristotelis*, and the ontogeny of the "Staffelmauser". *Ibis* 113: 298-305.
- PREVOST Y. 1983. The moult of the Osprey *Pandion haliaetus*. *Ardea* 71: 199-209.
- RAYNER J. M. V. 1988. Form and function in avian flight. In R. F. JOHNSTON, *Current ornithology* 5: 1-66. Plenum, New York.
- ROSELAAR C. S. 1985. Primary moult strategies in terns *Sternidae*. *Acta Congr. Int. Orn.* 18: 1054-1055.
- SAVILE D. B. O. 1957. Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution* 11: 212-224.
- SEEL D. C. 1976. Molt of five species of Corvidae in Britain. *Ibis* 118: 491-536.
- STORER R. W. 1960. Adaptive radiation in birds. In A. J. MARSHALL, *Biology and comparative physiology of birds* 1: 15-54. Academic Press, New York.
- STRESEMANN E. 1967. Inheritance and adaptation in moult. *Proc. Congr. Int. Orn.* 14: 75-80.
- STRESEMANN E. & STRESEMANN V. 1966. Die Mauser der Vögel. *J. Orn.* 107, Sonderheft.
- STRESEMANN V. 1958. Sind die Falconidae ihrer Mauserweise nach eine einheitliche Gruppe? *J. Orn.* 99: 81-88.
- 1963. Zur Richtungsumkehr der Schwingen- und Schwanzmauser von *Muscicapa striata*. *J. Orn.* 104: 101-111.
- STRESEMANN V. & STRESEMANN E. 1960. Die Handschwingenmauser der Tagraubvögel. *J. Orn.* 101: 373-403.
- 1961. Die Handschwingen-Mauser der Kuckucke (Cuculidae). *J. Orn.* 102: 317-352.
- SUMMERS R. W. 1983. Molt-skipping by Upland Geese *Chloephaga picta* in the Falkland Islands. *Ibis* 125: 262-266.
- VAN TYNE J. & BERGER A. J. 1976. *Fundamentals of ornithology*. Wiley, New York.
- VERHEYEN R. 1950. La mue du Coucou d'Europe *Cuculus c. canorus* L. *Gerfaut* 40: 212-231.
- VOITKEVICH A. A. 1966. The feathers and plumage of birds. Sidgwick & Jackson, London.
- WARHAM J. 1977. Wing loadings, wing shapes and flight capabilities of Procellariiformes. *N. Z. J. Zool.* 4: 73-83.
- WATSON G. E. 1963. The mechanism of feather replacement during natural molt. *Auk* 80: 486-495.
- WILLIAMSON F. S. L. 1956. The molt and testis cycles of the Anna Hummingbird. *Condor* 58: 342-366.
- WILLIAMSON K. 1972. Reversal of normal moult sequence in the Spotted Flycatcher. *Br. Birds* 65: 50-51.

R. Noordhuis, Zoologisch Laboratorium,
Rijksuniversiteit Groningen,
Postbus 14, 9750 AA Haren (Gn)
tegenwoordig adres
Rijksinstituut voor Natuurbeheer,
Postbus 9201, 6800 HB Arnhem

Aanvaard voor opname 15 oktober 1988