

Skeletonderdelen van zeevogels (3): Vleugels

PARTS OF SEABIRD SKELETONS (3): WINGS

Edward Soldaat

Vogelvleugels zijn in wezen aangepaste voorpoten en vertonen daardoor anatomisch grote overeenkomsten met de voorpoten van andere gewervelde dieren (Shubin 2008). De functie van vogelvleugels verschilt echter, doordat zij voornamelijk gebruikt worden om te vliegen. Veel duikende zeevogels gebruiken de vleugels ook voor de voortstuwing onder water (bijvoorbeeld pijlstormvogels, alkachtigen en pinguïns). Pinguïns zijn zeevogels die het vliegvermogen gedurende hun evolutie uiteindelijk helemaal verloren hebben.

Vogelvleugels bestaan voor het grootste deel uit veren, die in belangrijke mate de vorm en eigenschappen bepalen die voor een bepaalde vlieg- en/of duikstijl noodzakelijk zijn. De hand- en armpennen zijn aan de verschillende vleugelbotten gehecht. Dit artikel illustreert hoe het vleugelskelet aangepast is aan de leefwijze van de vogel.

Vliegstijlen

Vogels gebruiken hun vliegvermogen bij het foerageren (met soms ingewikkelde manoeuvres in de lucht), voor relatief korte voedselvluchten, voor de toegang tot de nestplaatsen en tijdens de trek over lange afstanden. Deze doeleinden stellen elk eigen en soms conflicterende eisen (Pennycuik 1987). Welke vliegstijl voor een soort ook geldt, altijd is er sprake van een compromis en aanpassingen aan klimaat en habitatype, maar bijvoorbeeld ook aan voedselvoorkeur en -aanbod. Deze aanpassingen impliceren ook beperkingen. Albatrossen leggen grote afstanden af waarbij een uitgesproken zweefvlucht het meest efficiënt is. Met hun smalle, lange vleugels kunnen zij maximaal profiteren van de wind. Dit maakt albatrossen echter minder manoeuvreerbaar en zij hebben meestal open terrein nodig om te kunnen landen en opstijgen.

Alkachtigen zijn uitgesproken duikers met een relatief hoog lichaamsgewicht. Zij gebruiken hun vleugels niet alleen in de lucht, maar ook onder water voor voortstuwing. Voor dat laatste zijn korte vleugels het meest geschikt en als gevolg daarvan moeten zij hun kleine vleugels razendsnel op en neer bewegen om in de lucht te blijven en zijn ze niet in staat tot een zweefvlucht van meer dan

enkele meters. Pinguïns hebben in de evolutie het vliegen opgegeven en ontwikkelden korte en stijve vleugels, vergelijkbaar met de flippers van zeezoogdieren. Pijlstormvogels verenigen verschillende vlieg- en duikstijlen en vertonen, binnen bepaalde grenzen, alle typen aanpassingen: van grotere zwevers met een beperkt duikvermogen tot zeer capabele duikers die minder tot zweefvlucht in staat zijn. (Kuroda 1953).

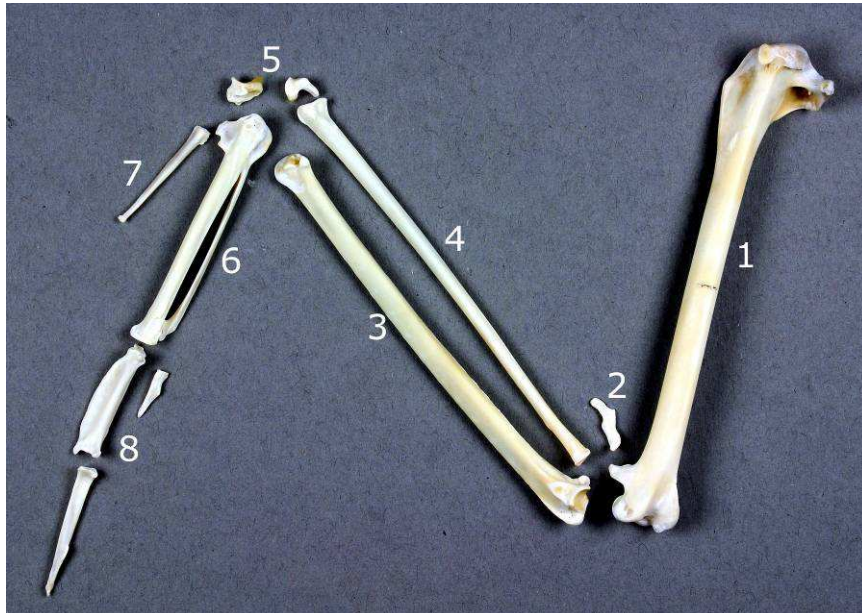
De anatomie

De vleugels van zeevogels bestaan net als de voorpoot van andere gewervelde dieren uit een armgedeelte met:

1. Opperarm – *humerus*
2. Sesambotje – *os sesamoides*
3. Ellepijp – *ulna*
4. Spaakbeen – *radius*

en uit een handgedeelte (*manus*) met:

5. Handwortelbeentjes – *radiale* en *ulnare*
6. Middelhandsbeentje – *carpometacarpus*
7. Duim – *alula*
8. Vingerkootjes – *phalanges*



Het aantal botten in een vogelvleugel kan iets variëren, maar bij zeevogels zijn het er meestal 10 tot (9 -11).

De grote pijpbeenderen *humerus*, *radius* en *ulna* zijn hol. Deze holle ruimtes zorgen voor een laag botgewicht bij voldoende sterkte en vervullen deels een rol bij de ademhaling doordat ze luchtzakken bevatten. Een hol bot met de juiste wanddikte doet in sterkte nauwelijks onder voor een massief bot en paart een grote buigsterkte aan een laag gewicht.

Ofschoon de opbouw van de **armvleugel** van vogels analoog is aan de voorpoot van zoogdieren, zijn er wel anatomische en functionele verschillen.

De ***humerus*** loopt aan de proximale (lichaams-) zijde uit in een brede kop die de schouder vormt. Het schoudergewricht bestaat uit deze kop en een ondiepe, kraakbenige kom waar schouderblad (*scapula*), ravenbeksbeen (*coracoid*) en vorkbeen (*furcula*) met elkaar verbonden zijn door ligamenten.

Kenmerkend voor deze constructie is dat de vleugel in de meeste gevallen op-, neer-, voor- en achterwaarts bewogen kan worden. Dit stelt een vogel in staat om complexe vleugelbewegingen en manoeuvres uit te voeren. Aan richels op de kop van het bot zijn de grote en kleine vliegspieren (respectievelijk de *Musculus pectoralis* en *M. supracoracoides*) bevestigd. De kleine vliegspieren hechten zich met een pees aan de bovenzijde van het opperarm via een opening tussen *scapula* en *coracoid* (*foramen triosseum*). De grote vliegspieren zijn met een pees aan de onderzijde van het opperarmbeen bevestigd.

Albatrossen en sommige stormvogels moeten hun vleugels langdurig gestrekt houden. Lang werd gedacht dat er een soort 'schouder slot' bestaat waarmee vleugels gefixeerd werden om de spierbelasting te minimaliseren. Echter dit 'slot' is geen eigenschap van het gewricht, maar zijn waarschijnlijk pezen in de borstspier die verhinderen dat de gestrekte vleugel boven het horizontale vlak komt. (Pennycuik 1982)

Aan het andere einde van de *humerus* (distale zijde) bevinden zich de gewrichtsknobbels waarop *ulna* en *radius* scharnieren. Vlak voor het distale einde bevindt zich een uitsteeksel (*processus ectepicondylaris*) waaraan bij een aantal soorten stormvogels een sesambotje is bevestigd. Dit botje, ingebed in een 'waaier' van pezen (*patagial fan*), staat bij een gestrekte vleugel min of meer haaks op de humerus en geeft extra stevigheid aan de vleugel. Albatrossen, pijlstormvogels en enkele andere stormvogelgroepen bezitten zo'n botje, maar fulmariene stormvogels (zoals de Noordse Stormvogel *Fulmarus glacialis*) hebben het niet (Brooks 1937). Bij andere zeevogelsoorten is het ook niet aanwezig. De reden hiervoor is niet duidelijk, maar

ergens tijdens de evolutie is dit botje overbodig dan wel nuttig gebleken.

De vorm en lengte van de *humerus* is afhankelijk van de vliegwijze. Naarmate een soort meer zweefvlucht vertoont, neemt de lengte van de *humerus* toe. Albatrossen hebben daarom extreem lange *humeri*. Fregatvogels, ook zeer goede zwevers, hebben daarentegen weer wat kortere *humeri* omdat deze zich ook bedienen van een actieve flapvlucht bij de achtervolging van andere zeevogels.



Humeri van de Kaapverdische Pijlstormvogel *Calonectris edwardsii* en de Grauwe Pijlstormvogel *Puffinus griseus* (*Ardena grisea* in de figuur). De Kaapverdische is een 'zweefvlieger' die doorgaans slechts korte en ondiepe duiken maakt. De Grauwe is een echte duikspecialist en kan tot ca 70 m duiken en gebruikt daarbij vleugels en poten voor de voortstuwing. *Humeri of Cape Verde Shearwater and Sooty Shearwater. Cape Verde is a typical 'soarer' that dives short and shallow. Sooty is a real diving specialist and reaches ca 70m below the surface and uses its wings for propulsion.*

Bij zeevogels die hun vleugels onder water gebruiken voor hun voorbeweging is de *humerus* kort, meer gekromd en horizontaal afgeplat. Alkachtigen en pinguïns zijn hiervan een goed voorbeeld,

maar het meest illustratief is de groep van de pijlstormvogels. Alle pijlstormvogels kunnen duiken, waarbij zowel de vleugels als de poten voor de voortstuwing worden ingezet. Bij de typische zweefvliegers die relatief kort en ondiep duiken is de *humerus* lang en slechts licht afgeplat. Bij de echte duikers onder de pijlstormvogels zijn de *humeri* kort (in verhouding tot de *manus*), zwaarder gebouwd en duidelijk afgeplat. Deze afplatting heeft – in tegenstelling tot wat vaak gedacht wordt – niet zoveel te maken met stroomlijn, maar met het gegeven dat een afgeplat bot veel beter opgewassen is tegen de flinke krachten die het 'vliegen' in een medium met hoge dichtheid (water) met zich meebrengt, dan een rond bot (Kaiser 2007).

Ulna en radius, respectievelijk ellepijp en spaakbeen, vormen samen de onderarm en zijn doorgaans ongeveer even lang als de *humerus*. De *ulna* is het 'zwaarste' bot van de twee. Bij meeuwen zijn deze twee botten relatief iets langer dan de *humerus*, bij stormvogels doorgaans een fractie korter en bij alken beduidend korter. Deze verkorting van *ulna* en *radius* staat in verband met de duikende leefwijze en de krachten die de vleugels moeten kunnen weerstaan. Tussen beide botten is ruimte voor de spieren die de handvleugel bedienen. Bij pinguïns zijn alle vleugelbotten duidelijk afgeplat en doen in dit opzicht denken aan de inwendige bouw van walvisflippers.



Vleugelbotten/Wing bones Macaroni Pinguin *Eudyptes chrysolophus*.

Bij de echte zweefvliegers zoals albatrossen liggen *ulna* en *radius* dicht tegen elkaar aan en bieden nauwelijks ruimte voor spieren: er

lopen slechts een aantal dunne pezen. De *ulna* vertoont over de gehele lengte een serie puntjes of putjes die de plaats markeren waar de armpennen aan het bot zijn bevestigd.

Het gewricht met de *humerus* is een zogenoemd zadelgewricht, waarbij een uitholling in de kop van *ulna* en *radius* een scharnierbeweging maken op de bolle gewrichtsvlakken van de *humerus*.

Handvleugel (*manus*)

Bij vogels is het handgedeelte sterk afwijkend van zoogdieren en is het aantal vingers gereduceerd tot twee en een rudimentair kootje. De handvleugel neemt in zijn totaliteit in lengte toe ten opzichte van de armvleugel bij vogels die hun vleugel voor de voortstuwing onder water gebruiken. De vleugel wordt daarbij half gesloten voor een optimale krachtoverbrenging.

Ulnare en radiale

Deze twee kleine botjes vormen het polsgewricht en zijn op wat kleine verschillen na bij alle vogels min of meer hetzelfde van bouw. Ook hier heeft een reductie plaatsgevonden, want bij sommige zoogdieren, zoals bij de mens, is het aantal handwortelbeentjes acht.

Carpometacarpus

Dit is het equivalent van de middenhandsbeentjes bij zoogdieren, maar bij vogels zijn deze gereduceerd tot één enkel bot, met een opening in het middengedeelte. In feite zijn hier twee middelhandsbeentjes tot één geheel vergroeid, namelijk die van de tweede en derde vinger.

Phalanges

De 'vingers' van een vogelvleugel zijn eveneens gereduceerd in aantal tot drie. In het embryonale stadium is er sprake van een aanleg van vijf of mogelijk zes vingers, wat iets verraadt over het aantal vingers bij de voorouders van de moderne vogels (Kaiser 2007). Overgebleven zijn de eerste vinger: *alula* of duimvleugel en de tweede (grote of wijs-) vinger en nog een rudimentair deel van de derde (middel)vinger.

Er is verschil van inzicht geweest over de vraag of de *alula* werkelijk een duim is, of een wijsvinger die na evolutionaire aanpassingen is

overgebleven. Recent genetisch onderzoek heeft aangetoond dat de *alula* echt een duim is en dat de overige de 'wijsvinger' en 'middelvinger' zijn. De andere twee vingers zijn verloren gegaan (Kaiser 2007).

Alula

De duimvleugel (*alula*) bestaat uit één kootje (incidenteel een tweede, met soms zelf een nageltje bij enkele vogelsoorten). De *alula* is bij alle zeevogels aanwezig, met uitzondering van de pinguïns, waar het is opgegaan in de *carpomatacarpus*. Het is een vrij beweegbare vinger waaraan enkele kleine veren zijn bevestigd. De functie van de *alula* is nog niet helemaal begrepen. Ornithologen veronderstellen dat het onder andere een functie vervult bij het landen doordat het een wijziging kan aanbrengen in de luchtstroom en turbulentie langs de vleugelrand.

Tweede en derde vinger

De tweede vinger bestaat uit afgeplat eerste kootje en een tweede dat is voorzien van een gleuf waarin de laatste grote handpen vast zit. De overige handpennen zijn bevestigd aan het eerste kootje en de *carpomatacarpus*. Naast het eerste kootje van de wijsvinger bevindt zich een rudimentair vingerkootje van de derde vinger. Hoewel het een los bot is, is het functioneel samengevoegd met de derde vinger en vervult geen zelfstandige rol in de functie van de vleugel. Bij pinguïns is dit kootje opgegaan in het eerste kootje van de wijsvinger. Tenslotte is er het tweede kootje van de tweede vinger, waaraan de laatste grote handpen is bevestigd.

Summary

Bird wings are actually modified fore limbs and show many structural similarities to the fore limbs of other vertebrates. Bird wings, however, have a different function: flying, sometimes combined with underwater propulsion. Different 'flight styles' determine the shape and relative size of the wing bones. The seabird wing consists of eleven bones, sometimes ten or twelve: the humerus, ulna and radius forming the upper arm. Shearwaters, gadfly petrels, albatrosses and some other petrels possess a small sesamoid bone in the pit of the elbow, which operates as a supporting strut of the patagial fan. Two carpals, one carpometacarpus and three digits of which the largest consists of two phalanges form the hand part. In wing propelling divers the humerus is relative short and flattened for streamline and more strength to cope with the strong forces needed for propulsion in a high-density medium like water. In

gliders like albatrosses and large petrels the humerus is rounded and relatively long to very long. The hand part differs very much compared with mammals and reptiles. It consists of a reduced set of carpals. Metacarpals and fingers: a free moving thumb or alula, a long second finger that holds the last large primary and a rudimentary and embedded third finger.

Referenties

- Brooks, 1937. The patagial fan in the Tubinares. Condor 39: 82-83.
- Kaiser G.W. 2007. The Inner Bird, Anatomy and Evolution, UBC Press, Vancouver.
- Kuroda N. 1954. On the Classification and Phylogeny of the Order Tubinares, particularly the Shearwaters (Puffinus), Kuroda, Tokyo, Japan.
- 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.
- Pennyquick C.J. 1987 Flight of seabirds. In Croxall J.P. (ed) Seabirds. Feeding ecology and role in marine ecosystems. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Shubin N. 2008. De vis in ons. Nieuw Amsterdam Uitgevers, Amsterdam.

Adresgegevens auteur:

Edward Soldaat

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