

Skeletonderdelen van zeevogels (4): Schedels

PARTS OF SEABIRD SKELETONS (4): SKULLS

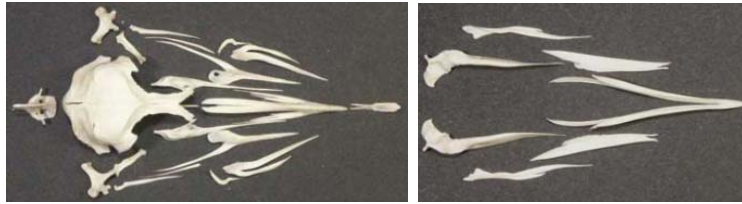
Edward Soldaat

Vogelschedels wijken sterk af van zoogdierschedels en verraden door hun bouw een verwantschap aan reptielen. Het meest in het oog lopende verschil is de bouw van het verhemelte, de kaakgewrichten en de tandeloze kaken die bedekt zijn met een hoornlaag die de functie van de tanden bij zoogdieren overneemt. Een vogelschedel is samengesteld uit zo'n dertig verschillende onderdelen die voor het merendeel zijn vergroeid. Bij kuikens zijn veel onderdelen nog als losse botdelen te zien en uiteindelijk vergroeien ze tot zes á acht afzonderlijke onderdelen, met daarnaast soms enkele minuscule botjes op specifieke plaatsen. Kenmerkend voor een vogelschedel is dat sommige botten stijf zijn (o.a. hersenschedel), maar andere extreem buigzaam, zoals de onderkaak. Hoewel elk bot in het vogelskelet is aangepast aan zijn specifieke functie, geldt dat voor de schedel in het bijzonder. Vogelschedels en vooral de snavels zijn enorm gevarieerd in vorm. Er is vaak sprake van een directe aanpassing aan de prooidieren waarin de betreffende soort gespecialiseerd is.

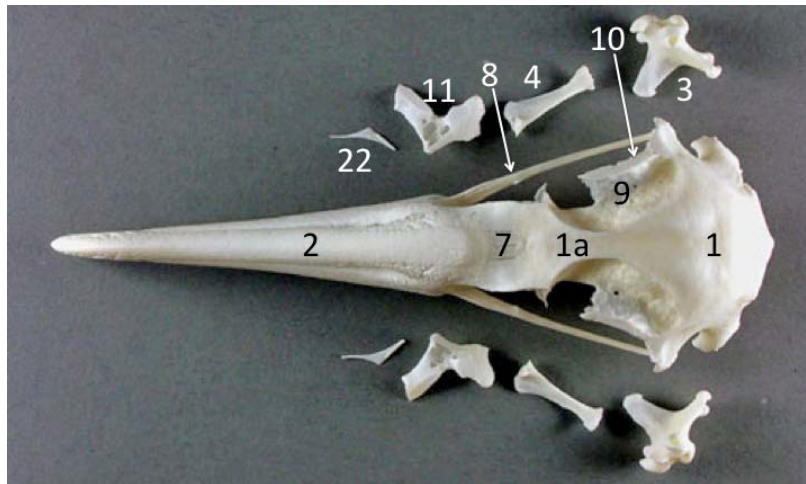
De bovenschedel

De bovenschedel (Figs. 1-10) bestaat bij volwassen vogels uit de hersenschedel (1; *cranium*) met oogkassen en een bovensnavel (2; *maxilla*). Bij alle vogels bevindt zich aan de onderzijde van het cranium aan weerskanten een vierkantsbeen (3; *quadratum*) en een vleugelbotje (4; *pterygoid*). Het eigenlijke cranium, de hersenpan, is paarsgewijs samengesteld uit een serie beenplaatjes: voorhoofdsbeen (1a; *frontale*), wandbeen (1b; *parietale*), slaapbeen (1c; *squamosum*), achterhoofdsbeenderen (1d; *supraoccipitale*, *exoccipitale*, en *basisoccipitale*) en wiggenbeen (5; *basisphenoid* en *parasphenoid*). Bij het uitvliegen is dit schedeldeel meestal (nagenoeg) volledig vergroeid.

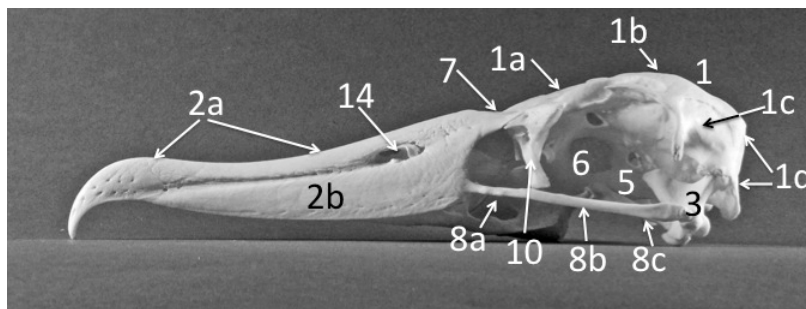
Tussen de twee oogkassen bevindt zich een scheidingswand bestaand uit een dun beenplaatje, het *ethmoid* (6) dat aan de onderachterzijde verbonden is met het *parasphenoid*. Deze scheidingswand is in de meeste gevallen voorzien van grote openingen waarin zich een bindweefselvlies bevindt. Bij albatrossen en fregatvogels bijvoorbeeld zijn de oogkassen vrijwel geheel door bot van elkaar gescheiden.



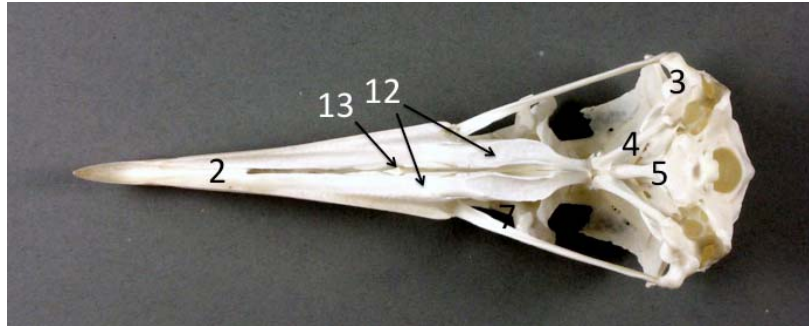
Figuur 1. Schedel van een kuiken van een Alk *Alca torda* in losse onderdelen.
Skull of a Razorbill chick in parts.



Figuur 2. Schedel van een albatros van boven gezien. *Skull of an albatross.*



Figuur 3. Schedel van een albatros van opzij gezien. *Skull of an albatross.*



Figuur 4. Schedel van een albatros van onderen gezien met de positie van *quadatum/pterygoid*. *Skull of an albatross from below with quadatum/ pterygoid*.

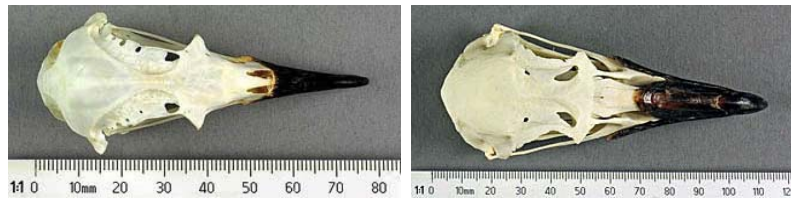
Het vierkantsbeen is door middel van een gewricht verbonden met het slaapbeen en heeft aan de onderzijde gewrichtsvlakken voor de onderkaak. Het vierkantsbeen is door het vleugelbotje verbonden met de achterzijde van het verhemelte en het *parasphenoid*. Deze vier botjes vormen tezamen een flexibele en schuivende constructie. De onderkaak scharniert op de onderste gewrichtsvlakken van het vierkantsbeen, dat ook iets zijdelings naar buiten kan bewegen, waardoor het keelgat van de vogel wijder kan worden geopend om grote prooien door te laten. Direct achter het vierkantsbeen bevindt zich de gehoorgang, met daarin een minuscule botje, de stijgbeugel, dat zich achter het trommelvlies in het oor bevindt en de trillingen doorgeeft aan het binnenoor. De bovensnavel is aan het voorhoofd bevestigd met een buigzaam 'scharnierend' segment (7) en kan enigszins op en neer bewogen worden. Het verhemelte is vast met de snavel verbonden en kan iets voor- en achterwaarts schuiven over het *parasphenoid* waar het verbonden is met de vleugelbotjes. Aan weerszijden is de snavel met dunne flexibele jukbeenderen (8) verbonden met het *quadratum* via een ondiep kogelgewricht. De jukbeenderen zijn op hun beurt weer samengesteld uit drie vergroeide onderdelen (8a; *maxillare*, 8b; *jugale* en 8c; *quadratojugale*).

De meeste zeevogels hebben aan de bovenzijde, precies boven de ogen een verdiept gedeelte de *fossa glandula nasalis* (9), waarin de zoutklieren liggen. Deze stellen de vogel in staat om uit het zeewater het overtollige zout te filteren en via de neusgaten als een zoutoplossing te laten afvloeien. Bij de pelikaanachtigen (Jan van Genten, Aalscholvers, Fregatvogels, Pelikanen en Keerkringvogels) bevindt de zoutklier zich niet bovenop de kop, maar in de oogkas. Deze groep heeft ook geen uitwendige neusgaten (die liggen verscho-

len achter een apart segmentje van de hoornlaag in de mondhoeken). Bij enkele 'Atlantische' alken (*Uria*, *Alca*, *Alle* en *Pinguinnis*), duikers, albatrossen en pinguïns is het verdiepte gedeelte aan de buitenzijde voorzien van een verdikte rand, de *supra-orbitale* richel (10; SOR). De SOR wordt in het eerste levensjaar aangelegd doordat een ligament boven het oog, tussen het *post-orbitale* uitsteeksel en een punt aan de achterzijde van het traanbeentje (11; *lacrimale*), geleidelijk verbeent. Met de jaren wordt deze richel geleidelijk dikker. Behalve bij de genoemde zeevogelgroepen is deze richel ook te vinden bij de oudere individuen van de Grote Jager *Stercorarius skua* en bij de Kerguelen Stormvogel *Lugensa brevirostris* die voor een stormvogel een extreem grote oogbol heeft. Mogelijk dat deze richel een functie vervult ter bescherming van het oog tegen waterdruk of andere gevaren van buitenaf. Bij albatrossen is de SOR niet volledig, maar is de ruimte tussen het traanbeentje en de voorste punt van de SOR erg klein.



Figuur 5. Schedel van een Alk *Alca torda* juveniel (links) en adult (rechts), zonder (in ontwikkeling) en met supra-orbital ridge. *Skull of a juvenile (left) and an adult (right) Razorbill without (developing) and with supraorbital ridge.*



Figuur 6. Schedel van een Kerguelen Stormvogel *Lugensa brevirostris* (links) en Grote Jager *Stercorarius skua* (rechts). *Skull of a Kerguelen Petrel (left) and a Great Skua (right).*

Ter hoogte van het scharnierpunt van de bovensnavel ligt aan weerszijden het traanbeentje. Hierdoor of langs loopt een kanaaltje waardoor zeevogels overtollig zout kunnen laten afvloeien. De traanbeentjes bij zeevogels variëren erg in vorm en afmetingen. Bij futen is het een dun botstukje terwijl het bij stormvogels in het algemeen een relatief fors bot is, voorzien van holtes en openingen. De traanbeentjes raken bij een groot deel van de zeevogels vergroeid met de voorhoofdbeenderen. Bij alle duikers, alken, jagers, meeuwen en

sterns is dit het geval. Ook bij aalscholvers, en pelikanen en enkele stormvogelgroepen zoals de Fulmarine stormvogels (o.a. Noordse Stormvogel *Fulmarus glacialis*), prions, en *Pterodroma*'s vergroeit het traanbeentje volledig in de eerste maanden na uitvliegen tot ongeveer een jaar. Bij futen, jan van genten, fregatvogels, keerkringvogels, albatrossen, pijlstormvogels. *Procellaria*'s, stormvogeltjes en duikstormvogeltjes daarentegen, is het met bindweefsel aan de schedel verbonden, maar vergroeit het nooit. Waarom dit bij de ene groep wel zo is en bij andere, verwante groepen niet, is niet duidelijk. Het is overigens een handig kenmerk om bij de vondst van, met name, stormvogels bepaalde groepen uit te sluiten.

Het verhemelte bestaat uit een tweetal platte dunne botten (12; *Os palatinum*) waartussen een verhemeltespleet open blijft. In deze spleet ligt het ploegschaarbeen (13; *vomer*). Bij de meeste vogels is dit een 'los' botje dat inderdaad de vorm van een tweezijdige ploegschaar heeft en verbonden is met de onderzijde van de beenplaat (*ethmoid*) die de oogkassen van elkaar scheidt, het *parasphenoid*. De verhemeltespleet vormt een open verbinding met de neusholte, waar zich het reukorgaan bevindt.

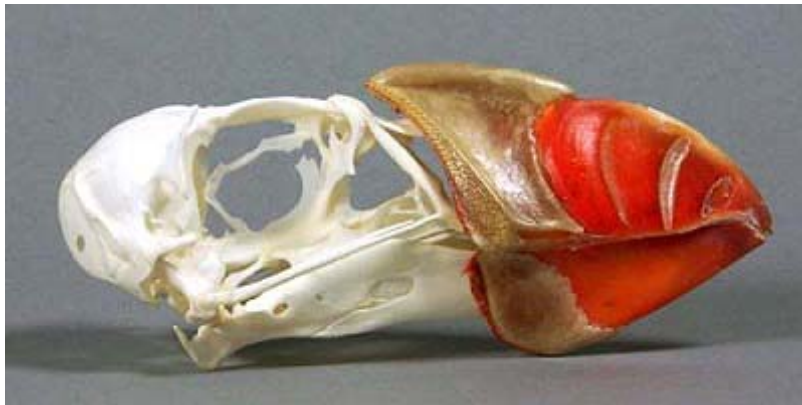


Figuur 7. Schedel van een fregatvogel. *Skull of a frigatebird.*

De *maxilla* (2) of bovensnavel bestaat in het embryonale stadium uit het kaakbeen, de snavelpunt (2a; *Os premaxillare*) en de neusbeenderen (2b; *Os nasale*). Deze beenderen vergroeien tot één geheel: de bovensnavel. In dit bot bevinden zich de neusgaten. Deze zijn bij veel zeevogels in het bot groot en aan de buitenzijde bedekt door de hoornlaag die een aanmerkelijke kleiner neusgat open laat. Bij pelikaanachtigen en stormvogelachtigen zijn de neusgaten in het bot relatief klein en zijn bij de laatste aan de buitenzijde voorzien van de kenmerkende neusbuisjes. Deze constructie stelt deze groep mogelijk in staat om windrichting en windsnelheid te 'meten' om zo bij het vliegen snel te kunnen reageren op sterk wisselende atmosferische omstandigheden.



Figuur 8. Schedel van een pijlstormvogel. *Skull of a shearwater.*



Figuur 9. Schedel van een papegaiduiker. *Skull of a puffin.*

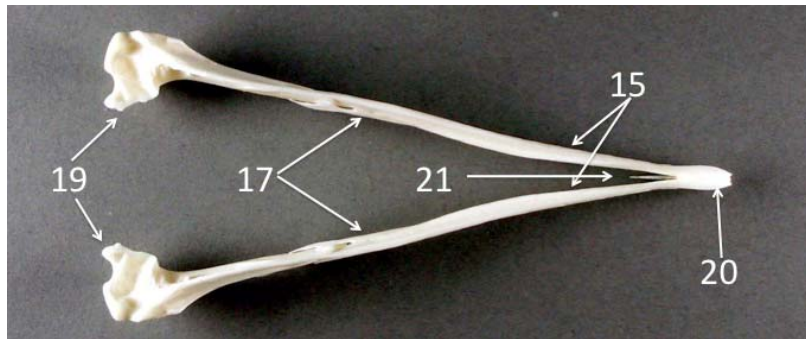
Het aantal verschillende snavelvormen is groot (Fig. 6-9). De op vis jagende soorten zijn doorgaans uitgerust met een min of meer rechte, puntige snavel, terwijl Stormvogels, Aalscholvers en Fregatvogels alle een meer of minder lange haaksnavel hebben waarmee ze prooien uit het water kunnen oppikken, zoals pijlinktvissen, kreeftjes en vliegende vissen. Reuzenstormvogels, de gieren van de zuidelijke oceanen, hebben een massieve haaksnavel waarmee ze zowel flinke prooien aankunnen als grote kadavers mee te lijf kunnen. De Jan van Genten zonder uitwendige neusgaten in de snavel zijn prima toegerust om met grote snelheid (=hoge waterdruk) door het wateroppervlak te duiken.



Figuur 10. Schedel van een stern. *Skull of a tern.*

De ondersnavel

De ondersnavel is een V-vormig bot dat is opgebouwd uit 10 (5 paar) botdelen (Fig. 11). De punt bestaat uit de V-vormige *dentale* (15) en de beide 'armen' uit de *supraangulare* (16), *spleniale* (17), *angulare*, *articulare* (18) en *articulare* (19). De vergroeiing is incompleet en de botstukken zijn meer of minder flexibel. De onderkaak is bij de meeste zeevogels een zeer buigzame constructie waardoor de armen ver naar buiten kunnen buigen om grote brokken voedsel naar binnen te kunnen werken. Bij Pelikanen is dit tot in het extreme ontwikkeld.



Figuur 11. Ondersnavel, bovenaanzicht. *Lower mandible from below.*

Aan de onderzijde, vlak achter de snavelpunt waar de beide kaakhelften bijeenkomen, vertoont de kaak bij zeevogels vaak een verdikte verstevigingsstructuur, de *gonys* (20). Bij enkele soorten is hier een dun, bijna naaldvormig uitsteeksel te vinden (21) (Fig. 12), dat door de hoornlaag is bedekt. Dit is het geval bij Albatrossen, Aalscholvers, Jan van Genten en Fregatvogels. De functie ervan is

onduidelijk en is mogelijk slechts een evolutionair rudiment. Naast de hoofdsegmenten van de bovenschedel worden er bij verschillende soorten nog andere 'losse' botjes aangetroffen.



Figuur 12. Ondersnavel zijaanzicht met het naaldvormig uitsteeksel bij een albatros. *Lower mandible and needle-shaped appendix in an albatross (above).*

Bij veel stormvogels bestaat er een verbinding tussen de onderste punt van het traanbeentje en het verhemelte, het *ossiculum lacrymopalatium* (22). Bij sommige soorten is de verbinding niet volledig. Bij albatrossen is het redelijk ontwikkeld, maar bij pijlstormvogels is het een klein stiftvormig botje, bij enkele andere soorten slechts een botfragmentje ingebed in een ligament of ontbreekt het volledig. Bij fregatvogels is het ook aanwezig, evenals bij sommige meeuwen en alken. De functie ervan is niet duidelijk en het lijkt taxonomisch niet van grote betekenis. (Forbes 1882).

Bij sterns bevindt zich aan de onderste punt van het traanbeentje een los botje dat achterwaarts wijst. Het raakt bij het prepareren meestal verloren. De functie van dit zogenaamde sesambotje is onduidelijk.



Figuur 13. Kuifbeen aan de schedel van een aalscholver. *Occipital style on a cormorant skull.*

Een bot dat feitelijk niet tot de schedel behoort is het kuifbeen, de *stylus occipitalis*, bij aalscholvers (Fig. 13) (Jeffries 1884). Dit is een langwerpig driehoekig bot dat aan de cerebellaire achterhoofdsknobbel is bevestigd met een ligament en is ingebed in de nekspieren. Het betreft dan ook een verbening van peesachtig weefsel. Dit soort verbeningen wordt wel meer gevormd in zwaar belast spierweefsel. Men veronderstelt dat het ondersteuning biedt aan de nekspieren, zonder dat de bewegingsvrijheid wordt belemmerd en daardoor een rol

speelt bij het vermogen om prooien te grijpen (Johnsgard 1993). Bij de verwante slangenhalsvogels is het ook aanwezig, maar het ontbreekt bij Jan van Genten en Fregatvogels. Ook niet echt tot de schedel behorend is de ring van kleine beenplaatjes die in het oog kan worden aangetroffen. Deze dienen ter versteviging van de oogbol en komen alleen voor bij bepaalde vogels, reptielen en vissen. De tong bevat eveneens een benige versteviging in de vorm van twee dunne hoorns met vooraan het tongbeen.

Summary

The (sea)bird skull differs very much from a mammal skull and by its built it reveals a reptilian origin. The skull consists of an assembly of over 30 bones, most of them fused to form the cranium that is connected to the upper mandible by a flexible 'hinge' and the lower jaw. Only a few parts of the upper skull, quadrate and pterygoids, always stay separate to form – together with the palate and upper mandible – a flexible, sliding construction enabling the bird to swallow large prey. Most seabird skull show a depression above the eye cases that holds the salt gland. In the Pelecaniformes this gland is located inside the eye case. In some Alcids, Divers, Penguins, albatrosses, petrels and skuas this depression develops a bony ridge at the outer edge. The upper mandible holds the nasal openings; large (covered by a horny sheath) in most seabirds, but relatively small in Pelicaniformes and Procellariiformes with the typical tubes in the latter. Gannets don't have external nares as an adaption to high speed diving. The lacrymals fuse in many seabirds to the frontals, but not in all groups. The lower jaw consists of 5 pairs of partly flexible bones that have fused to one V-shaped bone. The lower jaw articulates to the quadrate of the upper skull. In albatrosses, frigatebirds, cormorants and gannets the gonys shows ventrally a spiny outcrop, covered by the bill sheath. Its function is not clear. A few other small bones can be found in seabird skulls. A tiny bone, ossiculum lacrymopalatinum, is located between the lacrymals and the palate in albatrosses, frigatebirds, many petrels, some gulls and auks. Its function is not clear and probably of little taxonomic value. In terns a backwards pointing sesamoid bone is connected to the apex of the lacrymals. In cormorants and darters an occipital style is connected to the cerebellar bulb. This is an ossification within the large neck muscles and therefore no part of the skull proper. The tongue and eyes also have bony reinforcements.

Referenties

- Baumel J.J. (ed.) 1993. Handbook of Avian Anatomy. Nuttall Orn. Club, Cambridge, USA.
 Darling L. & L. Darling 1970. Vogel. Wetensch. Uitg., Amsterdam
 Forbes W.A. 1882. Report on the anatomy of the Petrels (Tubinares) collected during the voyage of H.M.S. Challenger. Rep. Sci. Res. 'Challenger'. Zool. Vol. 4:43-44
 Jeffries J.A. 1884. The occipital style of the cormorant. Auk 1: 196-197.
 Johnsgard P.A. 1993. Cormorants, Darters, and Pelicans of the World. Smithsonian Institution Press, Washington
 Kaiser G.W. 2007. The inner bird: anatomy and evolution. UBC Press, Vancouver

Adresgegevens auteur:

Edward Soldaat

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