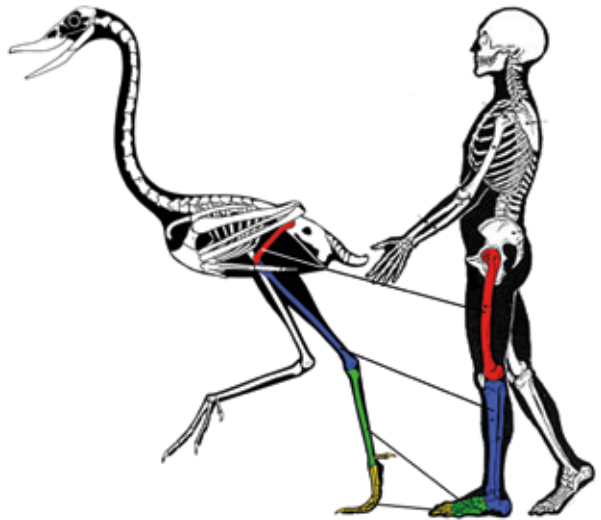


# SKELTONDERDELEN VAN ZEEVOGELS (5): POTEN EN BEKKEN

Edward Soldaat

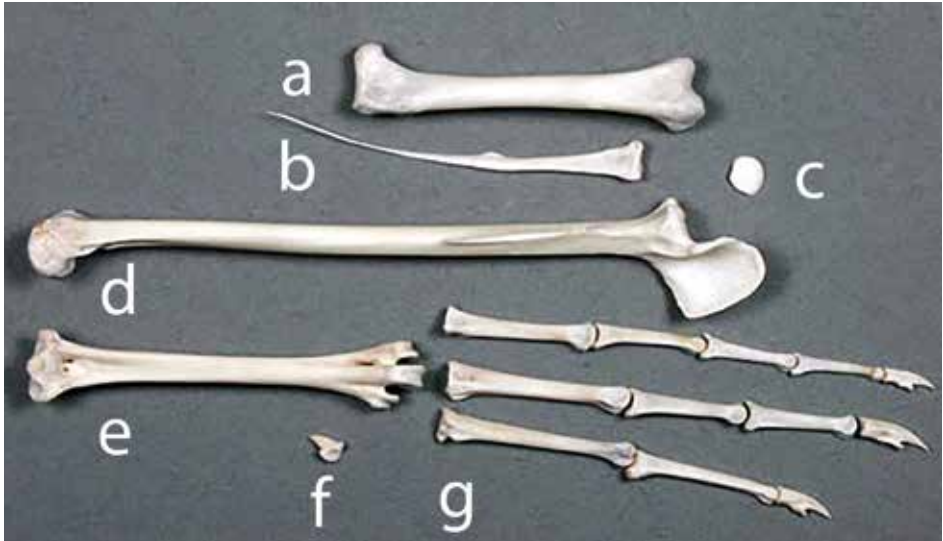
Dit is het vijfde en laatste artikel over skeletonderdelen van zeevogels. Bij de poten van zeevogels is, net als bij alle skeletonderdelen, een behoorlijke variatie te zien in de bouw tussen soorten en families. Deze staat in directe relatie met de wijze waarop en waarvoor een bepaalde soort zijn poten gebruikt. Is het een soort die veel loopt of is het een schuifelaar? Gebruikt hij zijn poten ook bij het duiken of alleen bij het zwemmen?



Figuur 1. Vergelijking van een vogelpoot en een poot van een Mens *Homo sapiens*.  
*Comparison of bird leg with Human leg.*

De basisstructuur van een zeevogelpoot is dezelfde als bij andere vogels en de andere gewervelde dieren met poten (figuur 1). Hij bestaat uit dijbeen (*femur*), knieschijf (*patella*), scheenbeen (*tibiotarsus* of *tibia*), kuitbeen (*fibula*), loopbeen (*tarsometatarsus*) en drie of vier tenen, elk bestaande uit een tot vijf kootjes (*phalanges*) (figuur 2).

Het verschil met het pootskelet van zoogdieren is vooral het ontbreken van voetwortelbeentjes (*tarsalia*) en middenvoetsbeentjes (*metatarsalia*). Zoogdieren hebben een complex systeem met tot wel zeven voetwortel- en tien middenvoetsbeentjes, maar bij vogels is dit complex gefuseerd tot slechts één bot, de *tarsometatarsus*, maar doorgaans simpelweg tarsus genoemd. Dit bot vervult ogenschijnlijk de functie van het scheenbeen bij zoogdieren (zoals de mens). Vogels zijn echte teengangers, dat wil zeggen dat zij staan en lopen op hun tenen. Soorten in sommige groepen, zoals duikers, futen en de meeste stormvogels, vormen daarop een uitzondering. Soorten in deze groepen kunnen slecht lopen en schuifelen meestal op het loopbeen. Alleen als ze rennen gedragen ze zich als teengangers; dit wordt dan noodgedwongen ondersteund



Figuur 2. Pootskelet van Noordse Stormvogel *Fulmarus glacialis*: a) dijbeen, b) kuitbeen, c) knieschijf, d) scheenbeen, e) tarsus, f) polsbeentje, g) teenkootjes. *Leg bones of Northern Fulmar*: a) femur b) fibula, c) patella, d) tibio-tarsus, e) tarsometatarsus, f) carpale, g) phalanges.

door klapwieken. Bij de specialisten onder de zeevogels zijn de aanpassingen het meest uitgesproken; bij 'generalisten' zoals meeuwen springen ze minder in het oog.

### Dijbeen - femur

Het dijbeen is een enkelvoudig bot dat in de heup met een kogelgewricht draait en bij de knie met een zadelgewricht verbonden is met scheen- en kuitbeen. Het dijbeen kan tussen zeevogelfamilies, en zelfs tussen soorten binnen een familie, in vorm en proporties nogal verschillen. In het algemeen geldt dat naarmate een soort meer duikt met behulp van pootaandrijving het dijbeen zwaarder, korter en krommer is. Dit is vooral goed te zien bij duikers en futen, die alle een robuust en sterk gekromd dijbeen hebben (figuur 3a).

Ook pijlstormvogels laten de aanpassing goed zien, zij het niet in dezelfde mate. Deze groep omvat soorten die relatief weinig of ondiep duiken, zoals de Gestreepte Pijlstormvogel *Calonectris leucomelas*, (figuur 3b) en aan het andere einde van schaal een soort als de Grauwe Pijlstormvogel *Ardenna grisea* (figuur 3c), die tot meer dan zeventig meter diep kan duiken. Pijlstormvogels bedienen zich bij het duiken van een gecombineerde techniek: poot- en vleugelaandrijving. De Gestreepte Pijlstormvogel heeft een tamelijk recht en licht gebouwd dijbeen, terwijl dat van de Grauwe Pijlstormvogel binnen deze groep een relatief kort en gekromd is. Het korte kromme dijbeen is in staat om de grote krachten op dit bot op te vangen.

Bij alkachtigen, duikers pur sang, zijn het de vleugels die voor de aandrijving zorgen en doen de poten slechts dienst bij het zwemmen, als roer bij het



Figuur 3. Dijbeenderen van a) IJsdruiker *Gavia immer*, b) Gestreepte *Calonectris leucomelas* en c) Grauwe Pijlstormvogels *Ardenna grisea*. Femurs of a) Great Northern Diver, b) Streaked and c) Sooty Shearwaters.

duiken, en op het land. De dijbenen hebben daarmee veel minder grote krachten te verduren en daarom zien we bij deze groep rechte en fijner gebouwde dijbenen.

Ingebod in de banden van het kniegewricht bevindt zich de knieschijf (*patella*). Bij aalscholvers, jan-van-genten en andere leden van de Pelicaniformes is dit een relatief fors bot, terwijl het bij veel andere soorten een bijna rudimentair botje is. Bij de Pelicaniformes, voor het merendeel vooral pootaandrijvers, doet de knieschijf wat hij bij de meeste dieren met een goed ontwikkelde knieschijf doet: hij draagt bij aan optimalisatie van de hefboomfunctie door de aanhechting van de grote beenspier zover mogelijk van het draaipunt verwijderd te houden. Bij duikers, futen en stormvogels wordt een goede hefboomfunctie gewaarborgd door een aanpassing aan het scheenbeen.

## Scheenbeen en kuitbeen - tibia en fibula

Het scheenbeen (*tibia*) is enorm variabel in lengte en is gepaard met het kuitbeen (*fibula*). Het ligt net als het dijbeen grotendeels verborgen in het verenkleed. Het scheenbeen vertoont aan de distale zijde aan de achterkant een groef waardoor de pezen lopen die de tenen bedienen. Het kuitbeen is bij alle soorten een weinig gespecialiseerd en dun uitlopend bot dat aan de proximale zijde een gewrichtsvlak heeft voor het kniegewricht.

Samen met het dijbeen bepaalt het scheenbeen in hoge mate de grootte van slag die de poot kan maken bij zwemmen en duiken. Een grote slag stelt een soort in staat om zichzelf met één roeibeweging over een grotere afstand te verplaatsen. Daarom is het scheenbeen bij de 'diepduikers-met-pootaan-drijving' verhoudingsgewijs lang en zien we ook bij de echte zwemmers, zoals de alkachtigen, lange scheenbeenderen. Bij de generalisten, soorten die wel zwemmen maar ook goed moeten kunnen lopen, zijn de kenmerken veel minder uitgesproken.

Bij duikers, futen en pijlstormvogels vertoont het proximale einde een kenmerkende aanpassing die zorg draagt voor een optimale hefboomwerking: alle soorten in deze drie families hebben namelijk een uitsteeksel (*processus cnemialis* of *processus rotularis*) dat voorbij het feitelijke kniegewrichtsvlak steekt en waarmee de grote beenspier is verbonden. Bij duikers en futen is dit zeer uitgesproken (figuur 4a), terwijl ook bij pijlstormvogels de relatie van de lengte hiervan en het duikvermogen duidelijk wordt (figuren 4bc).

Naarmate een soort dieper kan duiken neemt de relatieve lengte van het



Figuur 4. Scheenbeenderen van a) IJsduiker *Gavia immer*, b) Grauwe Pijlstormvogel *Ardena grisea* en c) Gestreepte Pijlstormvogel *Calonectris leucomelas*. Tibiae of a) Great Northern Diver, b) Sooty Shearwater and c) Streaked Shearwater.

scheenbeen toe, evenals de lengte van de *processus rotularis*, met als resultaat een grotere hefboomwerking en dus een grotere slag. De lengte van de *processus rotularis* is bij de Parelduiker ca. 37% van de totale lengte van het scheenbeen, bij de Gestreepte Pijlstormvogel ca. 24%, en bij de Grauwe Pijlstormvogel slechts ca. 11%. De *processus rotularis* is een evolutionaire aanpassing van het scheenbeen, geen fusie van de knieschijf met het scheenbeen. In de aanhechtingspees van de grote beenspier bevindt zich nog altijd een vaak rudimentair knieschijfje. Ook andere stormvogels bezitten een *processus rotularis* en bij hen geldt eveneens dat bij de betere duikers, zoals de *Procellaria*-soorten, een vergroting van de *processus rotularis* te zien is. Bij de soorten die weinig, niet diep of nauwelijks duiken bevindt de *processus rotularis* zich op het niveau van de 'basisinstelling' bij stormvogels, die ca. 10% bedraagt van de totale lengte van het scheenbeen. Dit is het geval bij Noordse Stormvogel (figuur 2), stormvogeltjes en albatrossen. Alle zijn evenwel tot een duik in staat, bijvoorbeeld bij paniek. Bij de alkstormvogeltjes Pelecanoididae, die net als alkachtigen voornamelijk 'vleugelaandrijvers' zijn, is de *processus rotularis* ook niet verder ontwikkeld en blijft hij steken op 13% van de totale lengte van het bot.

Bij alkachtigen is een grote slag functioneel bij het zwemmen en voor een 'jump start' bij het duiken, maar een vergroting van de *processus rotularis* minder noodzakelijk, omdat tijdens de duik de poten slechts een bijrol vervullen. Deze is dan ook beperkt tot ca. 7% van de totale lengte van het scheenbeen. Het scheenbeen is bij alken erg lang in vergelijking met het korte loopbeen.

Bij de generalistische meeuwen zijn de aanpassingen niet zeer uitgesproken. Bij de pelikanen en aalscholvers is het scheenbeen, net als het dijbeen, robuust, maar weinig gespecialiseerd. Bij fregatvogels hebben de poten geen rol bij zwemmen, duiken of lopen, wat deze vogels nauwelijks doen. De poten zijn dan ook sterk gereduceerd in lengte en functionaliteit.

## Loopbeen - tarsometatarsus

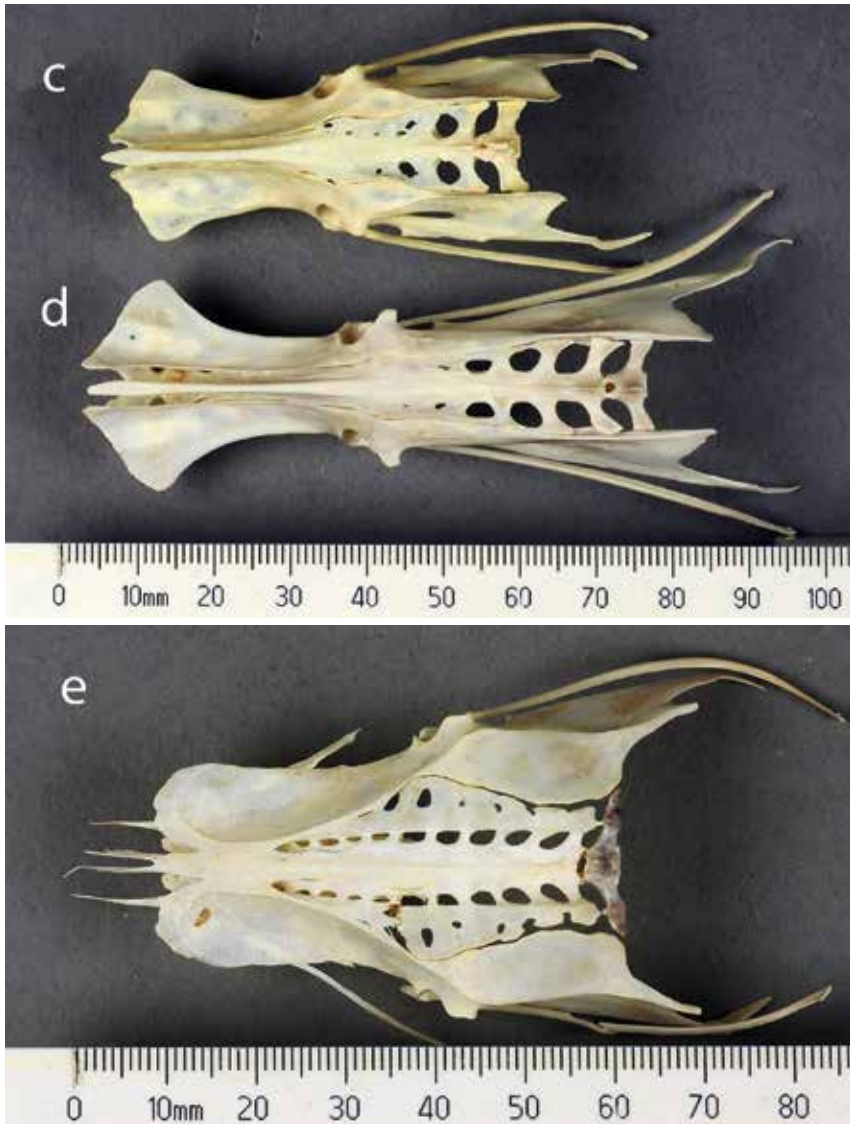
Het loopbeen, in de wandeling vaak simpelweg tarsus genoemd, is het meest zichtbare deel van de vogelpoot en wordt door velen vaak aangezien voor het scheenbeen. Het is een fusie van de middenvoetsbeentjes. Bij het prepareren van skeletten is soms een dun naaldvormig bot aan te treffen dat, ingebed in een pees, parallel loopt aan het loopbeen. Dit is een verbening in de pees en maakt in feite geen deel uit van het pootskelet. Aan de proximale zijde scharniert het met een zadelgewricht aan het scheenbeen en bevindt zich de *hypotarsus*: een 'blokje' waardoor tunnels of gleuven lopen die de pezen voor de tenen geleiden. Aan de distale zijde bevinden zich drie afzonderlijke zadelgewrichtjes voor de tenen. Aan de achterzijde, even boven het gewricht met de tenen, bevindt zich in veel gevallen een gewrichtje met de vaak nauwelijks functionele achterteen.

Het loopbeen is in het algemeen weinig gespecialiseerd. Bij de pootaandrijvers, met name duikers, is de tarsus sterk zijdelings afgeplat, wat samen met de afgeplatte zachtere delen van het loopbeen (pezen, huid en hoornplaatjes) zorgt voor een gestroomlijnde poot die gemakkelijk in het water voor- en achterwaarts beweegt (figuur 5). Bij pijlstormvogels is een vergelijkbare, zij het iets minder opvallende, aanpassing te zien: naarmate een soort meer is toe-



Figuur 5. Loopbeen (tarsus) van Parelduiker *Gavia arctica* van voren (boven) en van opzij. *Tarsometatarsus* of *Black-throated Diver* in front- (upper) and side view.





Figuur 6. Bekken van a) Parelduiker *Gavia arctica*, b) Zeekoet *Uria aalge*, c) Grauwe Pijlstormvogel *Ardenna grisea*, d) Gestreepte Pijlstormvogel *Calonectris leucomelas* en e) Middelste Jager *Stercorarius pomarinus*. Pelvises of a) Black-throated Diver (previous page), b) Common Guillemot, c) Sooty Shearwater, d) Streaked Shearwater and e) Pomarine Skua.

gerust voor diep duiken is het loopbeen sterker zijdelings afgeplat. Een zelfde aanpassing zien we ook bij bijvoorbeeld futen, duikende eenden en franjepoten.

Bij alkachtigen is het loopbeen kort. Alken en Zeekoeten kunnen redelijk lopen, maar doen dat niet veel en langdurig en vaak met het loopbeen plat op de grond. Papegaaiduiikers daarentegen kunnen goed op hun tenen lopen. Bij de laatste zijn de poten dan ook weer iets 'normaler' van verhoudingen.

## Tenen - phalanges

Vrijwel alle zeevogels hebben zwemvliezen tussen de tenen. Daarin zijn twee types te onderscheiden: poten waarbij drie tenen door een zwemvlies verbonden zijn en poten waarbij alle vier tenen verbonden zijn. De laatste groep betreft de pelikaanachtigen (bij fregatvogels zijn de zwemvliezen tussen de vier tenen aanwezig, maar sterk gereduceerd). Een uitzondering zijn de franjepoten, waarbij elke teen is voorzien van lobben die, net als een zwemvlies, voor een breed oppervlak zorgen voor de voortstuwing. Voor het skelet maakt dit evenwel niet veel verschil. De tenen bestaan uit een serie eenvoudige kootjes met een eindkootje waaraan de nagel bevestigd is. Deze zijn soms afgeplat zoals bij de franjepoten. Het vierde teentje (*hallux*), dat zich aan de achterzijde bevindt, is doorgaans klein, zelden functioneel en soms geheel afwezig.

## Bekken - pelvis

Het bekken van vogels, en dus ook van zeevogels, is qua opbouw vergelijkbaar met dat van zoogdieren. Het centrale deel, het heiligbeen (*synsacrum*) is opgebouwd uit een wisselend aantal met elkaar vergroeide lende- en staartwervels en maakt dus in feite deel uit van de wervelkolom. Aan weerszijden van het heiligbeen bevinden zich drie met elkaar vergroeide platte botten: het darmbeen (*os illium*), het zitbeen (*os ischium*) en het schaambeene (*os pubis*). Tezamen – en vergroeid – vormen ze het heupbeen (*os coxae*). Het schaambeendeel van het heupbeen blijft zeer flexibel omdat het passage moet verlenen aan een soms groot ei. Vorm en bouw van het bekken verraden veel over de leefwijze van een soort. Bij duikers valt op dat alles in het teken staat van stroomlijn en pootaandrijving. Het bekken is bij deze vogelgroep langgerekt en biedt behalve stroomlijn ook grote aanhechtingsvlakken voor de massieve en lange pootspieren (figuur 6a). Ook bij pijlstormvogels zien we de variatie in aanpassing die we al bij de poten zagen: bij de diepduikende soorten is het langgerekt en smal (6c), bij de soorten die niet veel of niet diep duiken is het bekken aanmerkelijk korter en breder (6d). Meeuwachtigen hebben een breed bekken (figuur 6e), alkachtigen daarentegen een slank bekken (figuur 6b).

Bij soorten die over een goed loopvermogen beschikken, of veelvuldig op hun poten staan, zijn de twee heupbeenderen vergroeid met het heiligbeen en vormen ze zo een solide frame voor de poten en voor de 'ophanging' van het hele vogellichaam. Bij soorten die niet goed kunnen lopen, zoals verreweg de meeste stormvogels, duikers en futen, vergroeien heupbeen en heiligbeen niet en blijven ze slechts door ligamenten met elkaar verbonden. Gezien de verwantschap is het opvallend dat de twee groepen stormvogels die goed kunnen lopen, de reuzenstormvogels en de albatrossen, wel volledig vergroeide bekken hebben. Ook alken en pelikaanachtigen hebben een vergroeid bekken.



## Summary - Seabird skeletons (5): legs and pelvis

*Legs and pelvis of seabirds show adaptations related to the way they walk, dive and swim. Foot-propelled divers such as divers, grebes and, to a lesser extent, shearwaters, have shorter, stronger and more curved femurs (fig 3). Depending on the diving capacities, the tibia is longer and has an extension, the processus rotularis, which is longer in deep diving birds and shorter in shallow diving species (fig 4). It works as a lever to provide the force that is needed to make greater strokes. The patella, in other vertebrates providing the leverage, is in many species just a rudimentary bone embedded in the tendon of the large thigh muscle. In the pelican family however the patella is a larger bone with a similar function as the processus rotularis in other seabirds. In auks the processus rotularis is not very well developed, since the legs are not used for propelling during diving.*

*The tarsometatarsus, usually called tarsus, replaces the tarsalia and metatarsalia. In foot-propelling birds it is laterally flattened for streamline (fig 5), more so in the deep diving species. The toe arrangement comes in two types: three or four toes connected by webs. In the three-toe-type the fourth toe is rudimentary.*

*The pelvis consists of the synsacrum and the composed hip bones at either side. It is slender in deep diving species and wider in shallow or non-diving species (figs 6a-e). The different parts of the pelvis are generally connected to each other by ligaments, but in species that are able to walk well these parts are fused to provide a strong frame to carry the weight of the body.*

## Verder lezen

- Baumel J.J. (ed.) 1993. Handbook of avian anatomy. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, USA.
- Johnsgard P.A. 1987. Diving birds of North America. University of Nebraska Press.
- Kaiser G.W. 2007. The inner bird. Anatomy and evolution. UBC Press, Vancouver, CDN.
- Kuroda N. 1954. On the classification and phylogeny of the order Tubinares, particularly the shearwaters (*Puffinus*). Kuroda, Tokyo, Japan.
- Soldaat E. 2009. Skeletonderdelen van zeevogels (1): Sternum. Sula 22: 136-142.
- Soldaat E. 2010. Skeletonderdelen van zeevogels (2): Schoudergordel. Sula 23: 32-37.
- Soldaat E. 2010. Skeletonderdelen van zeevogels (3): Vleugels. Sula 23: 135-142.
- Soldaat E. 2011. Skeletonderdelen van zeevogels (4): Schedels. Sula 24: 136-144.

Adresgegevens auteur:

**Edward Soldaat †**