



Universiteit
Leiden

The Netherlands

Evolutie in Beweging

Videler, J.J.

Citation

Videler, J. J. (2001). *Evolutie in Beweging*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/5399>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Leiden University Non-exclusive license](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/5399>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Evolutie in Beweging

Rede uitgesproken door

J.J. Videler

bij de benoeming, vanwege de Stichting Leids Universiteits-Fonds,
tot bijzonder hoogleraar om werkzaam te zijn op het vakgebied
van de evolutionaire mechanica aan de Universiteit Leiden
gehouden op 1 mei 2001.

Gebiologeerd door beweging

Aristoteles dacht:

Beweging is bezieling.

Maar het zijn de spieren die,
geprikkeld, ritmisch verkortend
stijve botten bewegen:

Antagonistische kracht
rond gewrichten.

Locomotie is golven

in water of lucht,

afzetten tegen de wereld,

verplaatsing in de tijd

met snelheid, versnelling,

het vervloeken of negeren

van de zwaartekracht.

Newton's wetten

regeren gedrag:

Wervelende interacties

met lucht en water

van vogel en vis,

de afzet van de stappende poot,

de ruk aan het gras van de grazer.

Natuurlijke selectie

optimaliseert mechanica:

Begrepen toepasbaar,

in de natuur vaak

ontroerend mooi

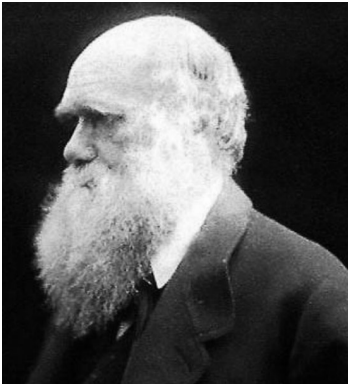
dynamisch en snel.

Beweging is leven!

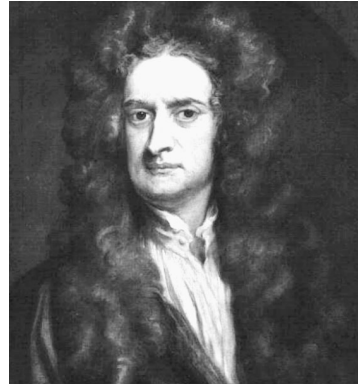
Mijnheer de Rector Magnificus,
Mevrouw en mijne Heren Curatoren van deze Leerstoel,
Zeer gewaardeerde toehoorders,

Inleiding

Volgens Darwin is het begrijpen van het ontstaan van de soorten op aarde de voornaamste opdracht die de biologische wetenschap heeft. Ik ben het met hem eens. Zijn evolutietheorie is een belangrijk hulpmiddel om die opdracht in de toekomst te kunnen vervullen. Volgens die theorie is natuurlijke selectie de drijvende kracht achter het proces van geleidelijke verandering dat nieuwe soorten oplevert. De selectiecriteria die de natuur gebruikt zijn zelden gericht op één of enkele kenmerken van een soort. Vaker richten ze zich op complexen van kenmerken. De fysische wetmatigheden die op aarde gelden vormen het raamwerk waarbinnen natuurlijke selectie opereert. Om het ontstaan van soorten te kunnen begrijpen is het daarom van het grootste belang inzicht te hebben in de mechanische principes die selecteren en begrenzen. Dat punt wordt vooral duidelijk wanneer we ons richten op het ontstaan van ingewikkelde vormen van voortbeweging zoals het vliegen. De evolutionaire mechanica, het vakgebied van de biologie dat ik Leiden behartig, koppelt Darwin's natuurlijke selectie processen aan de wetten van Newton (Figuur 1).



Figuur 1a: Darwin, bijna 60
*'-that mystery of mysteries-
the first appearance of new
beings on this earth'*
Natuurlijke selectie



Figuur 1b: Isaac Newton, 59 jaar
*Philosophiae Naturalis
Principia Mathematica*
Bewegingswetten

Mijn oratie bestaat uit verschillende delen. Ik bespreek eerst aspecten van de evolutionaire mechanica van het vliegen. Dan vertel ik iets over mijn plannen in het kader van deze aanstelling, geef mijn mening over de ontwikkelingen in de faculteit en besluit met een dankwoord.

Voortbeweging in interactie met de omgeving

Beweging onderscheidt het dier van de plant. Ze ontstaat doordat in het dier opgewekte krachten, worden overgebracht op de omgeving. De reactiekrachten uit de omgeving bewegen het dier. De bewegingswetten van Newton (1686) zijn van toepassing op elk bewegend dier:

1. *De wet van de traagheid of impuls*
Elk lichaam blijft in rust of in rechte lijnige eenparige beweging, tenzij er krachten op werken.
2. *Verandering van snelheid van een lichaam is gelijk aan de resultante van alle krachten op dat lichaam gedeeld door de massa*
Deze wet duidt aan dat versnelling of vertraging het gevolg is van een niet gecompenseerde kracht in een richting. De grootte van die verandering is omgekeerd evenredig met de massa.
3. *Actie is reactie*
Elke kracht die wordt uitgeoefend roept een even grote, tegengesteld gerichte, kracht op.

Veel meer natuurkunde hoeven we voor het begrijpen van bewegingen van dieren niet te kennen maar we dienen de drie bewegingswetten wel zeer consequent toe te passen.

Het is nodig de interactie tussen dier en omgeving te begrijpen om inzicht te krijgen in de evolutie van complexe voortbewegingsystemen. Ik wil dit graag toelichten aan de hand van het vliegen omdat het een vorm van voortbeweging is die we slecht begrijpen.

Evolutie van het vliegen

De dieren die vanuit het water het land veroverden werden onderworpen aan een onbekende kracht. De zwaartekracht wordt onder water vrijwel gecompenseerd door opdrijvende statische krachten. Volgens Archimedes zijn die gelijk aan het gewicht van het verplaatste water. Op het droge beperkt de zwaartekracht de bewegingen en vergroot de energie die nodig is voor verplaatsing aanzienlijk. Deze beperking heeft de terugkeer naar het water van diergroepen zoals de walvisachtigen, zeeleeuwen en zeehonden bevorderd. Andere diergroepen kozen voor een andere optie: het gebruik van dynamische krachten om de zwaartekracht op te heffen. Wanneer een dier daarbij los komt van de aarde noemen we dat vliegen.

Op aarde is de vliegkunst mogelijk wel zes of zeven maal onafhankelijk geëvolueerd. De oudste fossielen van vliegende dieren zijn grote, op libellen lijkende insecten met twee paar vleugels. Mogelijk zweefden heel kleine insectjes al eerder door de lucht, maar die zijn nog niet als fossielen ontdekt. Vliegende gewervelde dieren verschenen veel later op aarde. De pterosauriërs als eersten. Die waren nog net niet uitgestorven toen kleine geveerde dinosauriërs het luchtruim begonnen te kiezen. Een daarvan, *Archaeopteryx*, was waarschijnlijk een voorloper van de vogels maar kon nog niet echt vliegen (Videler, 2000). Vliegende zoogdieren zijn waarschijnlijk twee maal onafhankelijk ontstaan langs parallelle wegen. De grote fruit etende vliegende honden zijn nauwelijks verwant aan de kleine insectivore vlermuizen. Insectenvleugels zijn

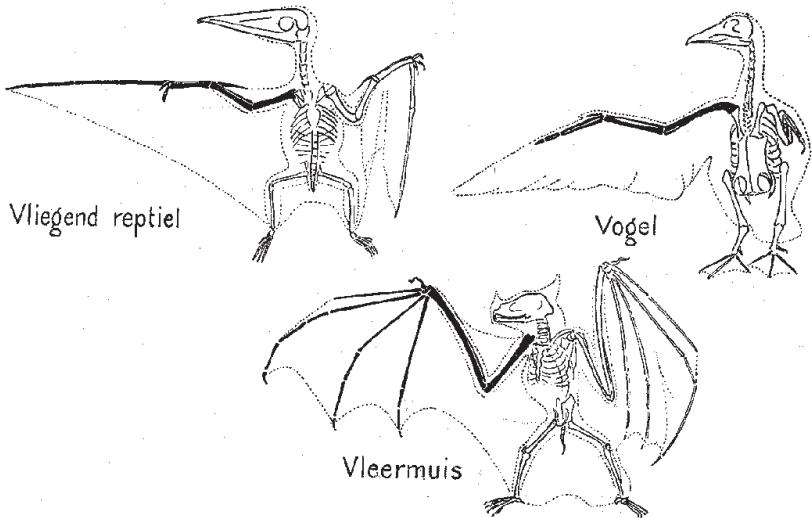


Fig. 72. Schematische tekening van een drietal verschillende bouwtypen onder de vliegende gewervelde dieren, om aan te tonen hoe bij de voorste ledematen de verlenging en verbreding tot vleugels tot stand is gekomen.

Figuur 2: Vliegende vertebraten uit 'De vliegekunst in het dierenrijk' van mijn Amsterdamse leermeester Prof E.J. Slijper (1950).

geen omgebouwde ledematen maar als nieuwe 'onderdelen' ontstaan aan de rugzijde van het kopborststuk. Driekwart van de naar schatting 1 miljoen diersoorten op aarde zijn insecten, dus de meeste dieren vliegen. De selectiedruk die het vliegen bevordert is groot. Dat is goed te begrijpen wanneer we bedenken dat zowel de actieradius als de snelheid van een lopend dier vele malen kleiner zijn dan die van een vliegend dier met hetzelfde gewicht.

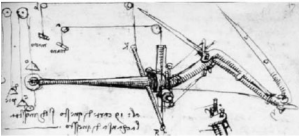
Bij de pterosauriërs, de vogels en de vleermuizen zijn de vleugels omgebouwde voorpoten (Figuur 2). Die van pterosauriërs en vleermuizen bestaan uit naakte huidflappen tussen de arm en de hand met verlengde vingers en het lichaam. De vleugels van vogels zijn opgebouwd uit extreem complexe huidstructuren: de veren. Op dit moment zijn er ongeveer 8,5 duizend vogelsoorten die elk op hun eigen manier met vleugelslagen stuwkracht en liftkracht genereren. Mijn interesse richt zich op het begrijpen van de vliegekunst van deze groep.

Mechanica van de slagvlucht

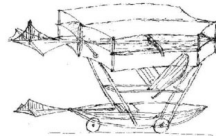
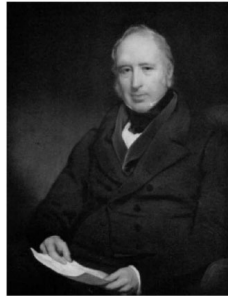
Evolutie is een geleidelijk proces. Om er achter te komen hoe dat proces heeft geleid tot vliegen dienen we te weten wat voor krachten er moeten worden gegenereerd om:

1. de zwaartekracht op te heffen
2. stuwkracht in interactie met lucht te bewerkstelligen.

Leonardo da Vinci



George Cayley



Otto Lilienthal



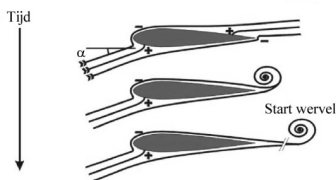
Figuur 3: Onderzoekers van de vogelvlucht.

Met andere woorden we moeten weten hoe dieren vliegen. U zult zeggen: “Maar dat weten we toch al lang?” Met de volgende recapitulatie probeer ik aan te tonen dat dat niet zo is. Figuur 3 toont de meest prominente onderzoekers en toepassingen van de principes die ze ontdekten.

Leonardo da Vinci (1452-1519) was de eerste die serieus probeerde het vliegen van vogels zo goed te begrijpen dat hij de principes kon gebruiken voor de bouw van een bemand vliegtuig. Hij voorzag aanzienlijke roem voor zichzelf indien hij erin zou slagen een grote vogel te bouwen en deze bemand te laten vliegen. Zover we weten is het hem nooit gelukt. Sir George Cayley (1773-1857) bouwde driehonderd jaar later wel enkele machines die bemand moesten vliegen, voortbewogen door middel van slagvlucht. Ze werkten niet. Het eerste toestel crashte volgens Cayley doordat de piloot (een staljongen), de vleugels te langzaam bewoog, te dik was en bovendien bang werd. Het tweede toestel werd gevlogen door de koetsier. Na de klap verklaarde de man ontslag te nemen als hij opnieuw iets anders zou moeten doen dan koetsen mennen. De Berlijnse ingenieur Lilienthal (1848-1896) ontdekte het principe van de zweefvlucht door studie te maken van ooievaarsvleugels. Hij zag dat gekromde vlakken die schuin worden aangestroomd opwaartse kracht ondervinden. Lilienthal vloog als eerste met zelfgebouwde zweefvliegtuigen. Na een aantal succesvolle vluchten verongelukte hij er mee. Hij liet ons echter het belangrijke principe na dat de grondslag vormde voor het ontwerp van zijn toestellen. Op basis daarvan werden en worden gemotoriseerde vliegtuigen ontworpen. De theorie die het principe formeel beschrijft, werd in 1925 door Wagner gepubliceerd. Vanaf die tijd hebben biologen ons willen doen geloven dat het vliegen van vogels was verklaard. Vogels werden beschouwd als kleine vliegtuigen die met hun vleugels slaan omdat ze naast lift ook stuwkracht moeten genereren.

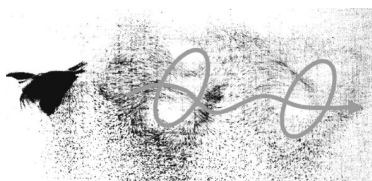
Draagvleugeltheorie

Een goed werkende vleugel ondervindt bij schuine aanstroming van onder een grote dwarskracht naar boven ('lift'), terwijl de weerstand in de stromingsrichting ('drag') klein blijft. Een efficiënte draagvleugel is niet zo maar een gekromd vlak maar heeft een ronde voorkant en een scherpe achterrand. Wanneer we de draagvleugeltheorie van Wagner goed lezen komen we er achter dat de randvoorwaarden voor het ontstaan van de maximale lift ongunstig zijn voor snel op en neer bewegende vleugels. Het ontwikkelen van lift (Figuur 4) kost namelijk tijd. Bij een schuin van onderen aangestroomde vleugel ontwikkelt zich aanvankelijk een wervel boven de achterrand. De volle liftkracht ontstaat als die wervel loslaat. Dan pas is de druk boven de vleugel aanzienlijk lager dan eronder. Aërodynamisch heeft de vleugel dan een 'steady



Figuur 4: Het Wagner effect.

state' bereikt. Die vertraging in de liftontwikkeling wordt het 'Wagner effect' genoemd. Het drukverschil is het gevolg van het verschil in luchtsnelheid tussen de boven- en de onderkant van de vleugel. Als we de gemiddelde snelheid aftrekken van de snelheden boven en onder vinden we positieve waarden aan de bovenkant en negatieve aan de onderzijde. We kunnen de omstroming van een dragende vleugel opgebouwd denken uit lucht die met de gemiddelde snelheid passeert plus lucht die rond de vleugel circuleert. Die lucht gaat aan de bovenkant naar achteren en langs de onderkant vaar voren. Bernoulli liet in 1738 zien dat in stabiel stromende, niet viskeuze vloeistoffen (lucht valt bij benadering onder die categorie) de druk laag is wanneer de snelheid hoog is en dat omgekeerd bij lage snelheid de druk hoog is. Fysici zullen dit terecht een te grove benadering vinden van Bernoulli's principe, maar ze is globaal juist en als zodanig bruikbaar voor mijn uitleg hier. Vliegtuigen bereiken de steady state omstroming van hun vleugels wanneer ze, taxiënd naar het eind van de startbaan, voldoende snelheid hebben opgebouwd. De zogenoemde startwervel blijft op dat moment achter op de startbaan en de lucht stroomt veel harder rond de ronde voorkant en de bovenzijde dan langs de onderkant. In de lucht lekken de drukverschillen tussen de onder- en bovenkant weg bij de uiteinden van de vleugels. Daardoor ontstaan vleugelpuntwervels. Die zijn bij een heldere hemel als twee witte strepen achter verkeersvliegtuigen te zien omdat ze zich volzuigen met condenserende uitlaatgassen.



Figuur 5: Vink vliegt door een wolk zaagsel.

state' bereikt. Die vertraging in de liftontwikkeling wordt het 'Wagner effect' genoemd. Het drukverschil is het gevolg van het verschil in luchtsnelheid tussen de boven- en de onderkant van de vleugel. Als we de gemiddelde snelheid aftrekken van de snelheden boven en onder vinden we positieve waarden aan de bovenkant en negatieve aan de onderzijde. We kunnen de omstroming van een

Welk rechtstreeks bewijs is er voor de hypothese dat de vogelvleugel zich tijdens de slagvlucht gedraagt als een vliegtuigvleugel en vliegt op basis van steady state aërodynamische principes? Door de stroming rond de vleugel zichtbaar te maken zou dit bewijs kunnen worden verkregen. Kokshaysky

(1979) en Spedding (1987) hebben dit geprobeerd. Kokshaysky liet een vink door een wolk zaagsel vliegen, waarbij hij de wolk fotografeerde. De foto (Figuur 5) toont het patroon van de verstoring achter het dier. Het bestaat uit ringvormige wervelingen waardoor een golvende straalstroom zichtbaar is. Deze foto levert informatie op over wat er achter de vogel gebeurt. Inzicht in de snelheid en bewegingsrichting van de luchtdeeltjes wordt op deze manier niet verkregen. Spedding's onderzoeksmethode kon dit inzicht wel bieden. Hij gebruikte zwevende zeepbellen om de stroming achter vrij vliegende vogels zichtbaar te maken (Figuur 6).



Figuur 6: De stroming achter een torenvalk.

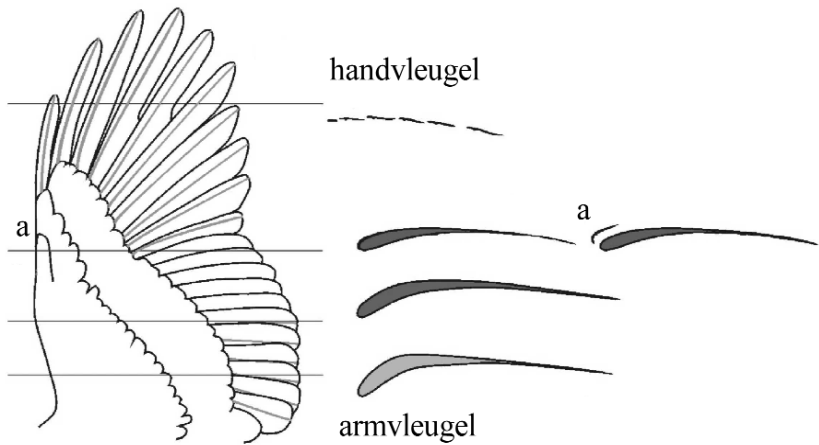
Series stereo foto's van de bewegende bellen maken het mogelijk de richting en snelheid van de belletjes vast te stellen. Hierdoor is ook de beweging van de lucht inzichtelijk gemaakt. Het onderzoek van Spedding leverde een complex patroon op van luchtbewegingen. Na analyse blijkt dat de neerwaartse impuls ongeveer gelijk is aan het gewicht van de vogel. Dit resultaat is binnen verwachting; de vogel valt immers niet uit de lucht. Uit de onderzoeksgegevens is niet af te leiden hoe die neerwaartse impuls tot stand komt. Daarom levert dit onderzoek geen bewijs voor de conventionele vliegtuigvleugelbenadering voor vogels.

Vliegtuigbouwers houden niet van op- en neerslaande, of anderszins bewegende vleugels. De beweging kan er de oorzaak van zijn dat de stabiele omstroming afbreekt, met een crash tot gevolg. Om de drukverschillen rond de vleugel in stand te houden moet de horizontale snelheid meer dan twee maal de verticale snelheid zijn. Laten we eens kijken of een vogel hieraan voldoet.

Bij de mus die Bilo (1980) in Saarbrücken in een windtunnel filmde, is de horizontale snelheid vijf maal de verticale. De vogel valt dus ruim binnen de marge. Toch gaat de vergelijking met een vliegtuigvleugel mank, want net als de meeste vogels slaat de mus de vleugels niet gestrekt recht op en neer. Bij de opslag wordt de handvleugel gevouwen en de vleugel beweegt voorwaarts. Tijdens de neerslag is de vleugel min of meer gestrekt, maar toont zeer onstabiele bewegingen die de omstroming van de vleugel beïnvloeden. Er zijn trillingen gemeten die oplopen tot 260 Hz, tevens zijn aan het begin en einde van de neerslag draaiingen waargenomen die wel $5700^\circ \text{ s}^{-1}$ kunnen bedragen.

De vleugel van een havik

Misschien biedt de bouw van een vogelvleugel nadere aanknopingspunten voor de vergelijking met een vliegtuigvleugel. We kijken daarom eens naar de vleugel van



Figuur 7: De rechter vleugel van een havik (a is de alula)

de havik (Figuur 7). Die bestaat uit een arm- en een handgedeelte. De armvleugel lijkt met een ronde voorkant en scherpe achterrand in doorsnede op een vliegtuigvleugel. De voorrand staat loodrecht op de vliegrichting. De verticale bewegingen rond het schoudergewricht van dit deel van de vleugel zijn niet extreem. De bouw is in overeenstemming met de steady state aërodynamische werking. De handvleugel is echter heel anders gebouwd. De voorrand daarvan is slechts een veer dik en dus vlijmscherp. Bovendien zijn de slagpennen van de hand naar achteren gericht en staan de veren los van elkaar. Het profiel van dit deel van de vleugel lijkt totaal niet op een conventionele vliegtuigvleugel. Het vertoont meer overeenkomsten met een gecompliceerde deltavleugel. Een andere eigenaardigheid aan de vogelvleugel is dat op de grens tussen arm en handgedeelte een klein 'vleugeltje' zit. Dit vleugeltje bestaat uit enkele veren en kan onafhankelijk van de rest van de vleugel schuin naar boven en naar voren worden bewogen. De functie van dit vleugeltje, dat de alula of duimvleugel wordt genoemd, is onduidelijk. Ik kom daar straks op terug.

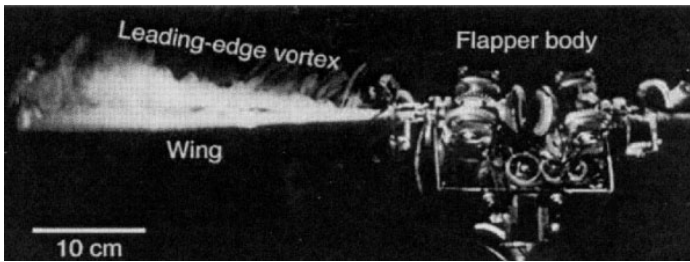


Figuur 8: De 'leading edge vortex' bij de Concorde (Barnard & Philpott, 1997)

Wagner's theorie levert waarschijnlijk een goede beschrijving van de omstroming en de krachten op de armvleugel. Het bewijs hiervoor moet overigens nog worden geleverd. Voor de handvleugel moeten we op zoek naar andere theorieën over het genereren van lift. Door de scherpe voorrand zal zelfs al onder kleine aanstroomhoeken de lucht afbreken. Er ontstaat geen omstroming die het vleugelprofiel volgt. Scherpe deltavleugels laten in windtunnelproeven zien hoe de afbrekende stroming een wervel vormt boven de voorrand van de vleugel. Die 'leading edge'

wervel wordt naar achteren toe groter. De hoge luchtsnelheid in die wervel levert onderdruk op. Onder de vleugel ontstaat ten gevolge van stagnatie van de luchtstroom overdruk. Het drukverschil veroorzaakt opwaartse kracht. Het mooiste vliegtuig ooit, de Concorde, heeft scherpe delta vleugels en vliegt met behulp van deze techniek. Onder bepaalde weersomstandigheden zijn de wervels boven de vleugels bij de landing van het toestel te zien (Figuur 8).

In Cambridge is een robot ontwikkeld die kan slaan met vleugels die lijken op de vergrote vleugels van een pijlstaartvlinder. Mijn voormalige promovendi Ulrike Müller en Eize Stamhuis zijn nauw betrokken bij het zichtbaar maken van de stroming rond die klappende vleugels. De eerste resultaten laten zien dat ook hier de 'leading edge' wervel de lift veroorzaakt (Figuur 9).



Figuur 9: Ellington *et al.* 1996 : 'Leading edge vortex' boven een model van een insectenvleugel ter grootte van een vogelvleugel.

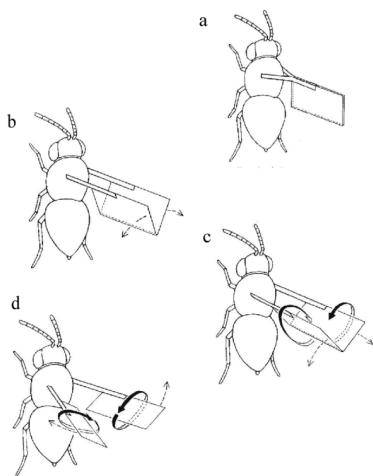
Alternatieve methoden



Figuur 10: De omstroming van een model vliedervleugel.

Bij insecten blijken veel meer technieken te zijn geëvolueerd waarmee lift wordt gegenereerd. De hommel kon volgens berekeningen van de Boeing ontwerpafdeling niet vliegen. Dat klopt in zo verre dat de hommel met steady state aërodynamica niet de lucht in komt. De ingenieurs konden zich niet voorstellen dat het ook anders kan. Weis-Fogh beschreef in 1973 een aantal alternatieve lift genererende technieken die insecten gebruiken. Vlinders produceren lift zonder eerst vaart te maken over een startbaan zoals vliegtuigen dat doen. Ze klappen hun vleugels open waardoor lucht van twee kanten de groeiende wigvormige ruimte binnen stroomt. Daarbij worden wervels gevormd. Ook hier is de druk in de wervels boven de vleugels lager dan daarbuiten omdat de lucht er sneller stroomt. Maxworthy (1979) liet experimenteel (Figuur 10) en theoretisch zien hoe dat werkt. Bij het opstijgen houdt de kleine parasitaire wesp *Encarsia formosa* het lichaam vrijwel verticaal en slaat de 0,5 mm lange vleugels 400 keer per seconde. Het Wagner effect heeft

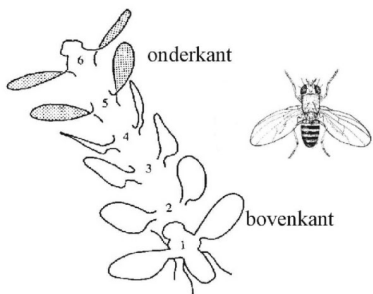
tot gevolg dat er tijdens zo'n snelle slag geen tijd is voor de opbouw van circulatie rond de vleugels. De wesp heeft daar het volgende op gevonden. Aan het eind van elke slag klappt het de vleugels achter de rug tegen elkaar aan zoals op tekening van figuur



Figuur 11: De 'clap' en 'fling' van de parasitaire wesp *Encarsia formosa*.

11a te zien is. Dit wordt de 'clap' genoemd. Vervolgens openen de vleugels snel waarbij de achterrand (aan de onderzijde) als scharnier dient (de 'fling', Figuren 11 b en c). De lucht stroomt van boven af de wig binnen waardoor de lucht om de vleugels gaat circuleren. Die circulatie blijft bestaan wanneer de vleugels uit elkaar slaan (Figuur 11d). Het Wagner effect treedt niet op want de circulatie bestaat al op het moment dat de vleugels aan de slag beginnen. Lighthill (1974) zag het fundamentele belang in van dit mechanisme voor de vliegtuigindustrie en maakte een formele aërodynamische analyse van de clap en fling. Hij was eerder betrokken bij de ontwikkeling van supersonische en superzuinige vliegtuigen.

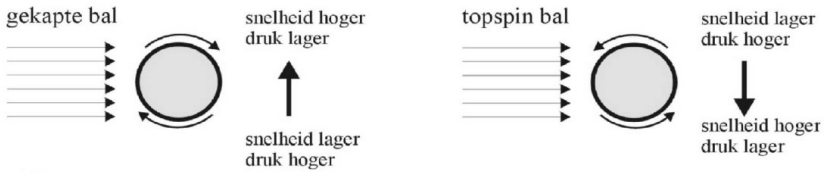
Fruitleggies hebben een slagfrequentie van 250 Hz. Ze gebruiken een aantal technieken tegelijk: conventionele lift, onderdruk in wervels en het Magnus effect (Dickinson *et al.* 1999). Gedurende de op- en de neerslag wordt er op conventionele manier lift gegenereerd. Aan het einde van elke slaghelpt stopt de vleugel en begint vervolgens aan de slag de andere kant op. Zowel het stoppen als ook het starten veroorzaakt een wervel die loslaat. Ze gaan samen en vormen een start/stop wervel. De fruitvlieg maakt gebruik van die wervel door de vleugel er onder tegenaan te houden. Hierdoor wordt de onderdruk in de wervel gebruikt om liftkracht op de vleugel uit te oefenen gedurende korte tijd aan het begin van elke slaghelpt. Door de bestudering van met 5000 beelden per seconde opgenomen films is aangetoond dat fruitvliegen gebruik



Figuur 12: De neerslag van een fruitvlieg.

maken van het Magnus effect. Zowel bij de op- als de neerslag draait het diertje net voor het einde van de slag zijn vleugels om (Figuur 12). Die rotatie zorgt voor opwaartse kracht. Bij het slaan met effect bij tennisballen of golfballen treedt hetzelfde principe in werking. De rotatie van de bal zorgt ervoor dat lucht wordt meegeleurd in de draairichting. De relatieve snelheid van de aanstromende lucht wordt hierdoor verhoogd of verlaagd. Hierdoor

tennis bal:



Figuur 13: Het Magnus effect.

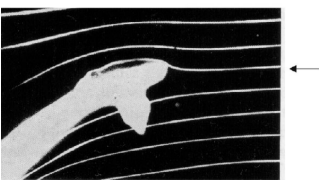
ontstaan snelheidsverschillen tussen de lucht boven en onder de bal. Bij tennis- en golfballen mondt dit uit in de opwaartse of neerwaartse beweging van respectievelijk de gekapte of de topspin bal (Figuur 13). Bij de draaiende vleugel van het fruitvliegje wordt ook lucht meegenomen in de draairichting en via hetzelfde principe lift gegenereerd. Veel kleine vogels maken snelle draaiende bewegingen met de handvleugel aan het einde van elke neerslag. Waarschijnlijk maken ze daarbij ook gebruik van het Magnus effect, maar ook daarvoor zijn geen harde bewijzen.

De alula

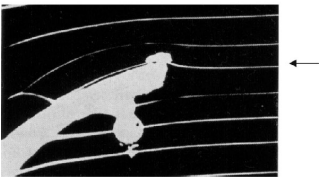
Sterke aanwijzingen ondersteunen de gedachte dat de handvleugel bij vogels anders lift en stuwkracht genereert dan de armvleugel. We gaan daarom beter kijken naar de duimvleugel of alula die op de grens van arm- en handgedeelte zit. Dit kleine vleugeltje had al de interesse van Leonardo da Vinci. In zijn notitieboek over het vliegen van vogels (*Sul volo degli Uccelli*) vulde hij twee van de 15 pagina's met beschouwingen over de functie van de alula. Hij dacht aan een dynamische rol bij het handhaven van de positie van een vogel die zweeft in sterk fluctuerende luchtstromingen. In een windtunnel studie is geprobeerd het effect van de alula duidelijk te maken.

Nachtigall en Kempf (1971) gebruiken rooksluier om te kijken wat er gebeurt als de

a



b



Figuur 14: De werking van de alula volgens Nachtigall & Kempf (1971). a. Alula aanliggend, b. alula gespreid.

duimvleugel wordt gespreid. Zelfs de beste foto's (Figuur 14) laten helaas weinig zien. Ze ondersteunen niet of nauwelijks de conclusie dat de stroming onder grote aanstroomhoeken beter bovenzijde van de vleugel blijft volgen. Hoewel de auteurs daar anders over denken.

De vliegtuigindustrie maakt al jaren gebruik van constructies die halverwege de vleugel worden aangebracht, zoals wingfences, vortilons en zaagtanden. Wingfences zijn platen die dwars op de vleugel rond de voorrand worden geplaatst. Zij zorgen ervoor dat het drukverschil niet te snel in de richting van de vleugelpunt verdwijnt waardoor de draagkracht afneemt. Tijdens de vlucht werkt zo'n wingfence een kleine wervel op.

Vortilons zijn plaatjes die onder de vleugel worden gemonteerd en voor de vleugel uitsteken. Net als zaagtanden in de voorrand van de vleugel veroorzaken vortilons kleine wervels. Al deze constructies op de vleugel verhogen de weerstand. Er moet dus een goede reden zijn om ze aan te brengen. Vaak blijkt in de praktijk pas dat een vleugelontwerp niet onder alle omstandigheden optimaal is. Zo'n wingfence of vortilon wordt dan achteraf gemonteerd om de vleugel beter te laten functioneren. Dat is onder andere bij de Fokker 100 gebeurd. Bij sommige jachtvliegtuigen (de Avro Vulcan) ontstaat een kleine wervel op het punt waar de vleugel een scherpe hoek naar achteren maakt en een deltavleugel vormt. De voorrand is vanaf dat punt ook scherp. De kleine wervel ontstaat in dit geval door de plotseling hoekverandering. De wervel scheidt ook bij dit toestel de stabiele conventionele stroming dicht bij de romp van de leading edge vortex boven het delta deel van de vleugel.

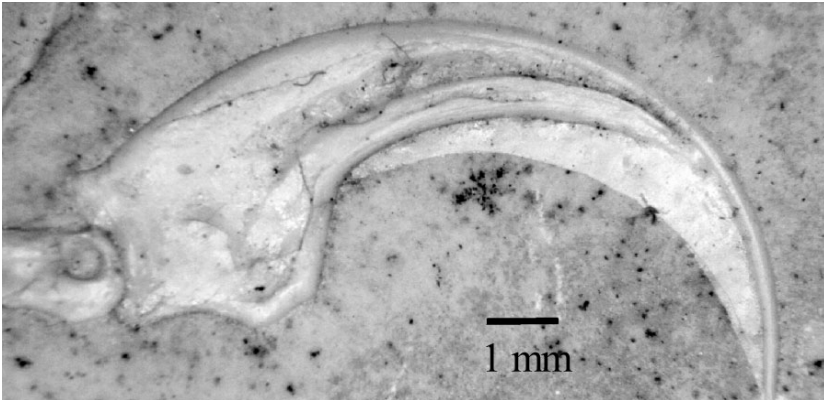


Figuur 15: Impressie van *Archaeopteryx* lopend over water.

Vleugels in actie

Archaeopteryx, het oudste vogelachtige fossiel, kon waarschijnlijk niet vliegen. Een stevige aanhechtingsplaats voor de vliegspieren ontbreekt daarom kon hij niet met zijn overigens goed ontwikkelde vleugels slaan. Ik publiceerde onlangs een hypothese dat hij over water liep, als een Jezus hagedis (Videler, 2000). Rennend met gespreide vleugels wekte hij mogelijk lift op (Figuur 15). Het dier had op de plaats van de alula, drie nagels aan elke vleugel. De nagels van het fossiel in het Teylers museum zijn het mooist bewaard gebleven. Toen ik het exemplaar goed bekeek, zag ik dat de vingernagels (Figuur 16) volkomen gaaf en onbeschadigd zijn, terwijl de teennagels nogal wat slijtage vertonen. Nog een kenmerk van de vingernagels viel op; het gewricht van het laatste vingerkootje is anders dan dat van het laatste teenkootje. Het vingerkootje heeft namelijk twee gewrichtsvlakken. Dat zou betekenen dat de nagel in twee posities stabiel is. De twee posities maken een hoek van 90° met elkaar (Figuur 17). Bij de *Archaeopteryx* die in Berlijn ligt opgeslagen, staat een vingernagel tussen de twee stabiele standen in.

De vleugel van *Archaeopteryx* bestaat uit een armvleugel die op conventionele manier lift opwekt en uit een handvleugel die er als een deltavleugel uitziet. Die



Figuur 16: Vingernagel van de *Archaeopteryx* uit het Teyler museum te Haarlem.



Figuur 17: De mogelijke werking van het dubbele gewrichtsvlak aan het laatste vingerkootje van *Archaeopteryx*.

handvleugel genereerde waarschijnlijk lift met een leading edge wervel. De nagels, tussen de hand- en de armvleugel in, zijn te vergelijken met vortilons. De drie nagels kon hij naar behoeven uit- of inklappen. Dit bood het dier de mogelijkheid de scheiding tussen de twee stromingspatronen op de vleugel te verplaatsen al naar gelang de omstandigheden (wind, snelheid). Misschien

klinkt dit verhaal u onwaarschijnlijk in de oren, maar toch werpt het nieuw licht op een aantal vergelijkbare structuren bij andere dieren. Vleermuizen hebben nagels op de plaats waar je ze zou verwachten als ze als scheiding van stromingspatronen moeten dienen. Grote fruitetende vliegende honden hebben zelfs twee nagels aan elke vleugel. De pterosauriërs hadden vleugels met een wisselend aantal nagels. Sommigen hadden er drie, net als *Archaeopteryx*. Zeeschildpadden die onder water ‘vliegen’ hebben ze ook. De echte (*Eretmochelys imbricata*) en onechte (*Caretta caretta*) karetschildpadden hebben twee nagels; de soepschildpad (*Chelonia midas*) heeft er een per voorpoot. De uitstekende nagels zitten op de plaatsen waar de voorrand van de platte voorpoot verder naar achteren buigt en dunner wordt.

Terug naar een echte vogel. Een getrainde torenvalk (*Falco tinnunculus*) landt op mijn handschoen (Figuur 18). Hij vliegt horizontaal aan. De armvleugel remt hard en levert geen liftkracht meer. Dat is te zien aan de dekveertjes die loslaten boven op de vleugel. De alula staat maximaal uit en maakt een wervel die schuin over de handvleugel wordt losgelaten. Boven de scherpe handvleugel veroorzaakt een leading edge vortex de lift die nodig is om geen hoogte te verliezen bij de landing.

Op dit moment zijn er geen bewijzen voor de juistheid van deze beschrijving.



Figuur 18: Getrainde torenvalk landt op de handschoen.

Maar er zijn wel toetsbare hypothesen. Eén van de doelen die ik mezelf gesteld heb bij het aanvaarden van deze functie, is in samenwerking met velen die hypothesen te toetsen.

Extreme gevallen

Om natuurlijke selectie processen op bewegingssystemen bij dieren te begrijpen is inzicht in de biomechanica vereist. Bij mijn onderzoek naar het zwemmen bij vissen leerde ik veel van de meest extreme zwemmer over de relaties tussen vorm en functie. Die meest extreme zwemmer is de zwaardvis (*Xiphias gladius*), waarvan over de volwassenen, ruim 4 m lange exemplaren, wordt beweerd dat ze meer dan 100 km/uur kunnen halen. Extreme aanpassingen zijn vaak gemakkelijker te herkennen dan eigenschappen die gevormd zijn door natuurlijke selectie op een groot aantal eigenschappen tegelijk.

Gierzwaluwen zijn volgens mij het meest extreem aangepast aan het leven in de lucht; sommige soorten komen alleen maar uit de lucht om te broeden. De naaldstaart gierzwaluw (*Hirundapus giganteus*) wordt ervan verdacht snelheden van meer dan 300 km/uur te bereiken en zou daarmee de snelste vlieger zijn. Deze zwaluw heeft een ideaal gestroomlijnd lichaam, opvallend korte armvleugels en lange handvleugels met extreem lange naar achter gebogen slagpennen. De staartveren van deze soort hebben naaldvormige uitsteeksels. Dit heeft waarschijnlijk een weerstandsverminderend effect. Het toeval wil dat Dr. David Povel die werkzaam is bij de afdeling evolutionaire morfologie alhier, deskundig is op het gebied van de systematiek, ecologie en evolutie van deze dieren. Samen met hem, studenten en promovendi hoop ik achter de geheimen van deze snelheidsmaniakken te komen. Scanning elektronenmicroscopie

pisch onderzoek naar de bouw van microstructuren die de slagpennen lijken te verstevigen tijdens de neerslag zijn een eerste aanzet. We zijn ook geïnteresseerd in de veranderingen van de proporties van de vleugels tijdens de ontwikkeling van embryo tot volwassen dier.

Het onderzoek naar de vliegkunst van gierzwaluwen is echter niet het enige project dat ik in Leiden wil doen. Onderzoek naar mechanische aspecten is pas echt leuk voor een bioloog, wanneer het in verband kan worden gebracht met ecologie en evolutie. Het bestuderen van evolutieprocessen die nu gaande zijn vind ik nog interessanter en leerzamer dan het verklaren van de ontstaan van soorten uit fossielen. Het instituut voor Ecologische en Evolutionaire Wetenschappen waar ik nu deel van uitmaak, is wereldberoemd onder andere door dit type evolutie onderzoek. Ik doel hier op het werk aan de Cichlide vissen in het Victoriameer. Een populaire beschrijving van het onderzoek en de achtergronden, 'Darwins hofvijver' van Thijs Goldschmidt, gaat nu vertaald in 8 talen over de wereld.

Ganzen en zwanen

In navolging van het Cichliden werk, wil ik onderzoek gaan bevorderen aan een biomechanisch interessante diergroep waarbij het evolutieproces nu in volle gang is. Zwanen en ganzen vormen zo'n groep nauw verwante vogels die extreem zijn in een aantal aspecten. Het zijn grote planten etende vogels met lange nekken en forse rompen. De voeten, voorzien van zwemvliezen, bevinden zich midden onder het lichaam. Het zijn snelle vliegers en de meeste soorten zijn trekvogels die twee maal per jaar enorme afstanden afleggen. De relatief kleine vleugels hebben zware slagpennen. Veelal vliegen ze in formaties, achter elkaar, diagonaal of in V vorm. Ze ruien de slagpennen simultaan direct na de broedperiode en kunnen dan weken lang niet vliegen. De jongen zijn nestvlieders die al vlak na het uitkomen kunnen lopen en zwemmen. Ze vertonen sterk inprent gedrag, ze hechten zich aan hetgeen ze het eerst zien bewegen nadat ze uit het ei gekomen zijn. Paarvorming is sterk en monogaam, de seksen zien er hetzelfde uit. Ze hebben sterke bekken die op verschillende manieren zijn aangepast aan het grazen. Zwanen met de langste nekken grazen onder water maar kunnen het ook op het land. Ganzen hebben kortere nekken en grazen vooral op het droge.

In Europa broeden 3 soorten zwanen behorend tot het geslacht *Cygnus* en 10 soorten ganzen. Zes daarvan zijn grijze ganzen van het geslacht *Anser* en er zijn vier soorten zwarte gans (geslacht *Branta*). Er zijn zes soorten waarbij geen ondersoorten worden onderscheiden. Ze zijn echter onder te verdelen in verschillende rassen die langs gescheiden routes migreren. Bij alle andere soorten kennen we verschillende ondersoorten en rassen daarbinnen. De meeste soorten broeden traditioneel in Arctische gebieden maar er hebben zich recent genetisch verschillende broedpopulaties op lagere breedte graden gevestigd (Loonen, 1997; Larsson *et al.* 1988). Vrijwel alle populaties in Europa en Amerika zijn enorm in aantal toegenomen gedurende de laatste tientallen jaren. Dit is toegeschreven aan verbeterde condities in de overwinter-

gebieden door het toegenomen gebruik van meststoffen en aan gereduceerde jachtdruk. Veel populaties trekken niet meer. Een aantal soorten heeft nieuwe gebieden veroverd met of zonder hulp van de mens. De ruiperiode blijkt zich gemakkelijk aan te passen aan de nieuwe omstandigheden afhankelijk van de breedtegraad waarop gebreed wordt. Recent hebben zich populaties van de Canadese en de sneeuwvangans in Europa gevestigd. Bij andere soorten is er de tendens om te broeden in de overwintergebieden en af te zien van de trek. Al deze feiten doen vermoeden dat we getuige zijn van snelle evolutie in deze groep extreme vogels. Het ziet er naar uit dat adaptieve radiatie (het ontstaan van soorten door verschillende aanpassingen) het overheersende evolutionaire proces is. De betrokken aanpassingen hebben te maken met voedselopname en locomotie. We denken dat de radiatie gebaseerd is op variatie in oplossingen van biomechanische problemen gerelateerd aan de extreme leefgewoonten van deze dieren. Er zijn aanpassingen die te maken hebben met de functionele morfologie van de snavel als belangrijk instrument in de graascyclus tijdens de voedselopname. Andere zijn gerelateerd aan kleine veranderingen in het locomotieapparaat en hebben te maken met lopen, zwemmen en vliegen. Er zijn weinig harde gegevens bekend die de verschillen tussen de soorten biomechanisch kwantificeren. Toch zijn het deze gegevens die samen met morfologische karakteristieken en genetische data inzicht geven in de soortvormingsprocessen die gaande zijn.

Evolutie van ganzen en zwanen

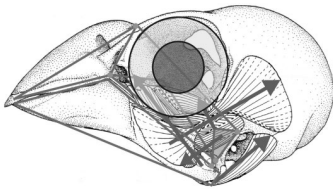
Er is geen overeenstemming onder paleontologen over de timing van de evolutie van moderne vogels. Feduccia (1999) beweert dat de eendachtigen (de groep waar zwanen en ganzen toe behoren) 65 miljoen jaar geleden geëvolueerd zijn uit voorouders die het massale uitsterven van soorten (inclusief de dinosauriërs) in de periode tussen Krijt en Tertiair hadden overleefd. Hij wijst op fossiele gegevens waaruit zou blijken dat de moderne groepen eendachtigen gedurende het Mioceen vanaf 25 miljoen jaar geleden zijn ontstaan (Olson, 1985). Padian en Chiappe (1998) suggereren dat er al gansachtigen bestonden aan het eind van het Mesozoïcum zo'n 80 miljoen jaar geleden. Deze gedachte wordt gesteund door berekeningen gebaseerd op moleculaire gegevens (Cooper en Penny, 1997). De fossiele bewijzen zijn echter schaars en van te slechte kwaliteit om een keuze te kunnen maken uit deze scenario's. Recentere moleculaire gegevens suggereren dat het ontstaan van de soortenrijkdom bij ganzen pas zeer recent tijdens het Pleistoceen is begonnen (Ruokonen et al. 2000). Het maakt ook niet zoveel uit wanneer de verschillende soorten grote grazende en goed vliegende vogels zijn ontstaan, het is belangrijker om te weten welke natuurlijke selectieprocessen ervoor zorgden dat ze ontstonden. Er is lang van uitgegaan dat geografische isolatie noodzakelijk was voor het ontstaan van nieuwe soorten. Het is moeilijk voorstelbaar welke grenzen vogels zouden kunnen isoleren die over grote afstanden en op grote hoogte kunnen vliegen. Waarschijnlijk zijn het geleidelijke aanpassingen aan verschillende omstandigheden binnen het grote areaal die geleid hebben tot het ontstaan van de diversiteit binnen deze groep vogels. Bij de cichlide vissen in het

Victoriameer was seksuele selectie het mechanisme dat naast snelle aanpassingen aan verschillende energiebronnen, verantwoordelijk was voor de soortsvorming. Bij ganzen en zwanen speelt seksuele selectie waarschijnlijk geen rol. De seksen verschillen nauwelijks en een monogame paarband is regel.

Een belangrijke vraag is wat de voorouders van deze vogels ertoe bracht om een kwalitatief slechte voedselbron te gaan exploiteren. Het vergde ingrijpende aanpassingen. De bek moest groot, sterk en scherp zijn om de taaie vegetatie te kunnen oogsten. De vertering van plantaardige voeding zonder de hulp van bacteriën maakt een lange verblijftijd in de darm noodzakelijk. Lange darmen en grote magen vragen veel ruimte en zijn zwaar. Het vliegapparaat moest die ontwikkeling bijhouden om migratie tussen ver uit elkaar gelegen winter en zomer voedselgebieden mogelijk te maken.

Twee projecten

Ik stel mij voor het onderzoek op te splitsen in minimaal twee projecten. Het eerste waar ik de door de faculteit toegezegde promovendus aan wil laten werken, gaat over de biomechanica van de voedselopname. Een tweede project zal geconcentreerd zijn rond de locomotieaanpassingen van de verschillende soorten ganzen en zwanen. Het voedselopname project bouwt voort op en maakt gebruik van traditionele kennis in Leiden. De hoogleraren Van der Klaauw, Dullemeijer, Dubbeldam en Zweers heb-



Figuur 19: Stangen en krachtenmodel van Bout, toegepast op een vink.

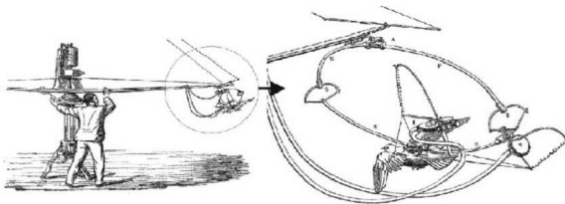
ben jaren lang kennis vergaard betreffende de functionele anatomie van kop en hals van vogels en ander gewervelde dieren. Het zou niet slim zijn daar geen gebruik van te maken. Dr. Ron Bout vatte die kennis samen in een model (Figuur 19). Dat toont de gecompliceerde relatie tussen de krachten van de verschillende spieren die op ingewikkelde botsystemen in de kop van vogels werken.

Het geeft inzicht in de krachtsverhoudingen en hoe die veranderen wanneer de onderdelen van het systeem veranderen. Het is uitermate geschikt om inzicht te verschaffen in de consequenties die veranderingen in voedselsoort hebben voor de bouw van de kop. Het model wordt nu toegepast op vinken. Darwin moet genieten vanuit het hiernamaals van deze gedetailleerde bevestiging van zijn ideeën. Om een goede vergelijking te kunnen maken tussen nauw verwante soorten is het echter nodig nog een stap verder te gaan.

Aanpassingen hebben waarschijnlijk meer van doen met de arbeid die spieren moeten leveren dan met hun maximale kracht. Het is daarom de bedoeling om de standaard graasbeweging van een aantal soorten met elkaar te vergelijken. Daarbij zal de arbeid die spieren leveren (zowel positief bij actieve verkorting, als negatief bij uitrekking) worden gemeten met behulp van nieuwe technieken die recent bij onderzoek aan vissen werden ontwikkeld. Het is hier niet de plek om op de details van deze nieuwe

methoden in te gaan. Het is goed te weten dat de technieken nodig voor een dergelijke aanpak vrijwel allemaal in Leiden beschikbaar zijn.

Het tweede project zal zich richten op de biomechanica van het lopen, zwemmen en vliegen van ganzen en zwanen. Wat het vliegonderzoek betreft wordt er niet gedacht aan proeven in windtunnels maar aan het gebruik van meetapparatuur die op de vogel kan worden aangebracht. Hierbij is nauwe samenwerking met de onderzoeksgroep van Butler en Woakes in Birmingham voorzien, die telemetrische methoden voor het meten van hartslag hebben ontwikkeld en toegepast onder andere bij ganzen. Wij willen miniatuur drukmeters ontwikkelen en de gegevens aan boord van de vogels in de minicomputers uit Birmingham opslaan. Meten aan boord van een



Figuur 20: Metingen aan een vliegende vogel door Marey (1890)

vliegende vogel is geen nieuw idee. Marey (Figuur 20) probeerde het al in 1890. De expertise nodig voor de hydrodynamische analyse van het zwemmen komt uit mijn Groningse groep.

Metingen aan het energieverbruik bij het lopen kunnen met de technische mogelijkheden die hier in Leiden voorhanden zijn zonder meer worden gedaan.

Ik hoop met mijn voordracht te hebben aangetoond dat evolutionaire mechanica een boeiend vak is. Niet alleen voor extreme bèta's maar voor ieder die kan waarnemen en logische verbanden kan leggen. Het dient niet uitsluitend om te begrijpen hoe natuurlijke selectie heeft gewerkt, het levert ook ideeën voor technische vernieuwing.

Nieuwe ontwikkelingen binnen de faculteit

Plannenmakers doen er goed aan zich te realiseren dat het centrale thema van het instituut voor Ecologische en Evolutionaire wetenschappen 'ecologie, gedrag en evolutie' studenten trekt. Het is van moleculair tot populatie niveau interessant. In Nederland zijn alleen in Leiden alle voorwaarden om dat thema heel aantrekkelijk in te vullen aanwezig. Studenten trek je met een concreet en voor de mensheid belangrijk vakgebied als ecologie en evolutie waarmee je de aarde zou kunnen leren beheren. Biologische bestrijding door insecten is, ook volgens de Wageningse collegae, een Leidse uitvinding. Sterrenkunde zou in een dergelijke profilering prima kunnen passen vooral wanneer er bereidheid zou bestaan het onderzoek en onderwijs te richten op de invloed van de dynamische positie van de aarde in het zonnestelsel in de tijd en de gevolgen daarvan voor het klimaat en bijvoorbeeld voor de zwaartekracht op aarde. Evolutie onderzoek heeft behoefte aan gedetailleerde kennis op dat gebied.

Dus ondanks bezuinigingen, niet de kip met de gouden eieren slachten. De Groningse aantrekkingskracht voor biologiestudenten is groter onder meer omdat er

studierichtingen zijn, zoals de Mariene Biologie, die elders niet bestaan in Nederland. Dat kan Leiden ook. De Leidse studierichting 'Ecologie, gedrag en evolutie' is uniek en er blijft grote behoefte aan in Nederland.

Dankwoord

Het bestuur en curatorium van deze bijzondere leerstoel van het Leids Universiteitsfonds wil ik hartelijk danken voor de gelegenheid om mijn vak in Leiden te kunnen uitbouwen.

Ik wil de Leidse collegae Gert Zweers, Eddy van der Meijden, Carel ten Cate en Jacques van Alphen, die op verschillende manieren een belangrijke rol speelden bij het tot stand komen van mijn benoeming, hartelijk danken voor het in mij gestelde vertrouwen. Ik hoop het te kunnen waarmaken.

Medewerkers en het technisch en administratief personeel van het EEW ben ik al veel dank verschuldigd voor de manier waarop ze me hebben opgevangen en zich inzetten voor mijn werk. Ook heb ik het als prettig ervaren dat er belangstelling is voor mijn specialistische kennis.

Voormalige en huidige promovendi uit Groningen en anderen die met mij samen werkten en dat werk op de posters in de receptiezaal laten zien, wil ik graag dank zeggen voor hun inspanningen. De afdeling Mariene Biologie in Groningen wil ik bedanken voor het feit dat men mij zonder meer in staat stelt een deel van mijn werkracht in te zetten bij de nieuwe uitdaging in Leiden. De ondersteuning daarbij van de vaste stafleden bij de mariene zoölogie groep, Wim Wolff, Eize Stamhuis en Jos de Wiljes, waardeer ik zeer.

Ik draag deze oratie op aan de vijf vrouwen die mijn leven en werken de moeite waard maken: Hanneke, Tennie, Hetteke, Sasha en Elise.

Literatuur

Barnard, R. H. & Philpott, D. R. 1997, *Aircraft flight*, second edn, Longman, Harlow.

Bilo, D. 1980, „Kinematical peculiarities of the downstroke of a house sparrow's wing calling in question the applicability of steady state aerodynamics to the flapping flight of small Passeriformes.“ in *Instationäre Effekte an schwingenden Tierflügeln*, 6 edn, W. Nachtigall, ed., Akademie der Wissenschaften und der Literatur., Mainz, pp. 102-114.

Cooper, A. & Penny, D. 1997, „Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: Molecular evidence.“, *Science*, vol. 275, no. 5303, pp. 1109-1113.

Dickinson, M. H., Lehmann, F. O., & Sane, S. P. 1999, „Wing rotation and the aerodynamic basis of insect flight“, *Science*, vol. 284, pp. 1954-1960.

Ellington, C. P., Berg, C. v. d., Willmott, A. P., & Thomas, A. L. R. 1996, „Leading-edge vortices in insect flight.“, *Nature*, vol. 384, pp. 626-630.

Feduccia, A. 1996, *The origin and evolution of birds* Yale University Press, New Haven.

Kokshaysky, N. V. 1979, „Tracing the wake of a flying bird.“, *Nature*, vol. 279, pp. 146-148.

Larsson, P., Gustafsson, L., Ebbinge, B. S., & Forslund, K. 1988, „From the high Arctic to the Baltic: the successful establishment of a Barnacle Goose *Branta leucopsis* population on Gotland.“, *Ornis Scandinavica*, vol. 19, pp. 182-189.

Lighthill, J. Aerodynamic aspects of animal flight. Fifth fluid science lecture, 1-30. 1974.

Loonen, M. J. J. E. 1997, *Goose breeding ecology: overcoming successive hurdles to raise goslings*. Thesis Groningen University.

Marey, E. J. 1890, *Le vol des oiseaux* Masson, G., Paris.

Maxworthy, T. 1979, „Experiments on the Weis-Fogh mechanism of lift generation by insects in hovering flight. Part 1. Dynamics of the ‘fling’“, *J.Fluid Mech.*, vol. 93, no. 1, pp. 47-63.

Nachtigall, W. & Kempf, B. 1971, „Vergleichende Untersuchungen zur flugbiologischen Funktion des Daumenfittichs (*Alula spuria*) bei Vögeln I. Der Daumenfittich als Hochauftriebszerzeuger.“, *Z.Vergl.Physiol.*, vol. 71, pp. 326-341.

- Olson, S. L. 1985, „The fossil record of birds,“ in *Avian biology*, D. S. Farner, J. R. King, & K. E. Parkes, eds., Academic Press, New York, pp. 79-256.
- Padian, K. & Chiappe, L. M. 1998, „The origin and early evolution of birds.“, *Biological Reviews*, vol. 73, pp. 1-42.
- Ruokonen, M., Kvist, L., & Lumme, J. 2000, „Close relatedness between mitochondrial DNA from seven Anser goos species.“, *J.Evol.Biol.*, vol. 13, pp. 532-540.
- Slijper, E. J. 1950, *De vliegkunst in het dierenrijk* Brill, E.J., Leiden.
- Spedding, G. R. 1987, „The wake of a kestrel (*Falco tinnunculus*) in flapping flight.“, *Journal of Experimental Biology*, vol. 127, pp. 59-78.
- Videler, J. J. 2000, „*Archaeopteryx*: A dinosaur running over water?“, *Archaeopteryx*, vol. 18, pp. 27-34.
- Wagner, H. 1925, „Über die Entstehung des dynamischen Auftriebes von Tragflügeln.“, *Z.Angew.Math.Mech.*, vol. 5,no. 1, pp. 17-35.
- Weis-Fogh, T. 1973, „Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production“, *Journal of Experimental Biology*, vol. 59, pp. 169-230.

