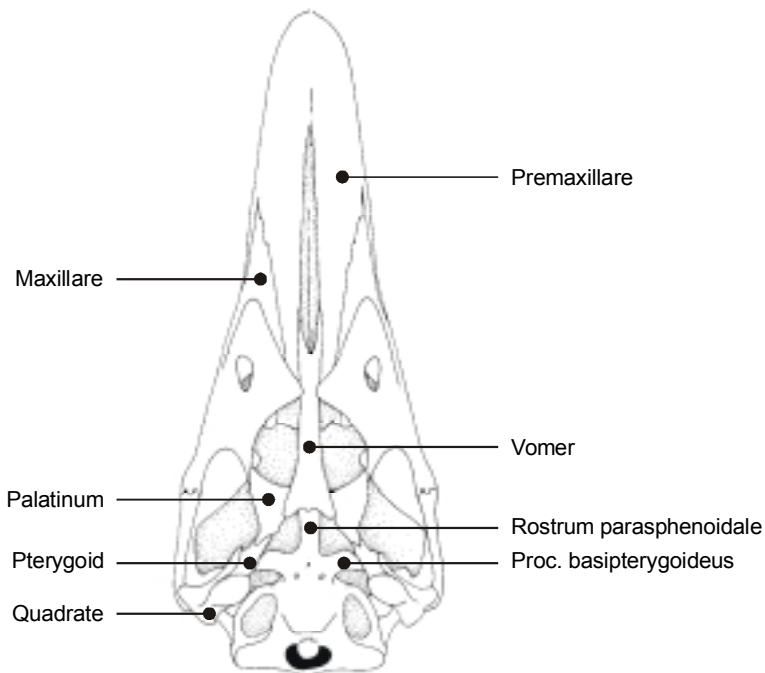


CHAPTER 10

SAMENVATTING & DISCUSSIE

Samenvatting

De levende vogels worden verdeeld in twee grote groepen. De belangrijkste en grootste groep wordt de Neognathae genoemd en bestaat uit ongeveer 8000 soorten. De andere groep wordt de Palaeognathae genoemd en bestaat uit minder dan 100 soorten. De Palaeognathae bestaan uit twee groepen: de Ratites en de Tinamous. De Tinamous (Tinamiformes) zijn kleine, slecht vliegende, op kippen lijkende vogels, die voorkomen in Zuid-Amerika. De groep Ratites bestaat uit 10 levende soorten die verspreid over het zuidelijk halfrond voorkomen. Deze soorten zijn de Nandoe (*Rhea americana*) en Darwin nandoe (*Pterocnemia pennata*) uit Zuid-Amerika, de Struisvogel (*Struthio camelus*) uit Afrika, drie soorten Casuarissen (*Casuarus casuaris*, *C. bennetti*, *C. unappendiculatus*) uit Nieuw-Guinea en Noord-Australië, de Emu (*Dromaius novaehollandiae*) uit Australië en drie soorten Kiwi's (*Apteryx australis*, *A. owenii*, *A. haastii*) uit Nieuw-Zeeland.

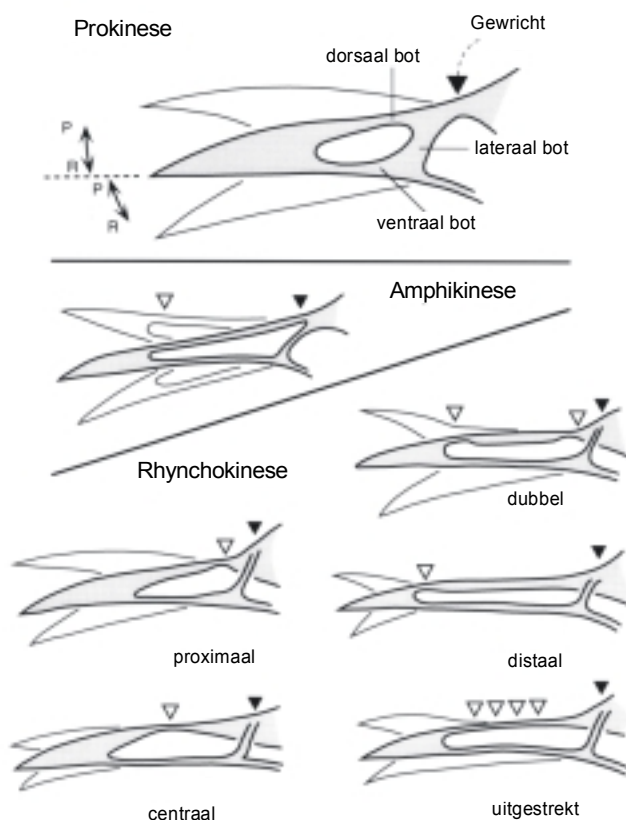


Figuur 10.1. Ventraal aanzicht (van onder) van het paleognathe Pterygoid-Palatine Complex (PPC) van de Nandoe (*Rhea americana*).

Hoe en wanneer de Palaeognathae zijn ontstaan (de evolutie) is een groot probleem geweest voor biologen sinds de eerste keer dat de groep werd beschreven aan het einde van de 19e eeuw. De belangrijkste vragen in verband met de Palaeognathae betreffen de monofylie (alle soorten ontstaan uit één gemeenschappelijke voorouder-soort) van de groep, en de vraag of de Palaeognathae aan het begin of aan het eind van de stamboom van de levende vogels zijn ontstaan. Het eerste vraagstuk lijkt te zijn opgelost door middel van moleculaire fylogenetische technieken (stamboom reconstructie met behulp van DNA). Bijna alle resultaten van moleculaire fylogenetische analyses wijzen in de richting van een monofyletische oorsprong van de Palaeognathae (bv. Sibley & Ahlquist, 1990). Het tweede vraagstuk over de evolutie van de Palaeognathae gaat over de oorsprong van de groep. De meest geaccepteerde hypothese stelt dat de Palaeognathae de oudste vogelgroep is, gekenmerkt door primitieve kenmerken (bv. Cracraft, 1974). Daartegenover staat de theorie dat de Palaeognathae pas recentelijk zijn ontstaan, en dat deze schijnbaar primitieve kenmerken van de groep zijn ontstaan door neotenie (bv. de Beer, 1956). Dit betekent dat volwassen dieren kenmerken hebben van onvolwassen dieren, die ook wel primitief worden geacht. De donsachtige veren van volwassen Palaeognathae zouden hier een voorbeeld van kunnen zijn.

In dit proefschrift is een poging gedaan om de vragen te beantwoorden waar in de vogel fylogenie (stamboom), en hoe in de evolutie, de splitsing tussen de Palaeognathae en Neognathae heeft plaatsgevonden. Dit is gedaan aan de hand van een analyse van één van de belangrijkste kenmerken van de Palaeognathae: het palaeognathe Palatinum-Pterygoid Complex (PPC). Dit complex bestaat uit een aantal botten in de schedel die er bij palaeognathe vogels heel anders uitzien dan bij neognathe vogels (Fig. 10.1). Deze botten zorgen bij de Neognathae voor de beweging van de bovensnavel. De mogelijkheid om de bovenkaak (=bovensnavel) te bewegen (craniale kinese) is specifiek voor vogels en sommigen reptielen, voornamelijk hagedissen. Binnen de vogels is er een aantal verschillende vormen van kinese beschreven (Fig 10.2; Zusi, 1984). De belangrijkste, prokinese, wordt gekenmerkt door een gewricht aan de basis (kop-kant) van de snavel en een beweging van de volledige snavel. De op één na belangrijkste vorm van kinese is rhynchokinese, waarin het gewricht aan de basis van de snavel is gestabiliseerd en door middel van buigzones in de snavel de beweging van (een deel van) de snavel naar voren is verplaatst. Aan de hand van de positie van de buigzones wordt een aantal verschillende types onderscheiden: proximale rhynchokinese, met de buigzone bij de basis; distale rhynchokinese, met de buigzone bij het puntje van de snavel en centrale rhynchokinese, met het buigpunt in het midden van de snavel. Daarnaast kunnen er twee buigzones zijn (dubbele rhynchokinese) of één zeer lange buigzone (uitgebreide rhynchokinese). Opvallend is dat aan de hand van schedels voor alle Palaeognathae is beschreven dat ze centrale rhynchokinese bezitten. Een functie van het PPC in verband met craniale kinese is echter nog nooit beschreven voor de Palaeognathae en het is ook niet duidelijk welke selectieve krachten hebben geresulteerd in de speciale morfologie (vorm) van het palaeognathe Palatinum-Pterygoid Complex.

Hoewel het palaeognathe PPC al aan het eind van de 19^e eeuw voor het eerst werd beschreven (Huxley, 1867), zijn er auteurs die aan de echtheid van het kenmerk twijfelden (bv. McDowell, 1948). In hoofdstuk twee wordt aangetoond dat het palaeognathe PPC inderdaad een kenmerk is dat kwantitatief kan worden beschreven en dat het PPC van de Palaeognathae duidelijk afwijkt van dat van de Neognathae. Een fylogenetische analyse met behulp van een 'outgroup' (nauw-verwante, niet-vogelsoort) toont aan dat de Palaeognathae primitief zijn binnen de moderne vogels. De belangrijkste kenmerken van het PPC die aangetroffen worden binnen de Palaeognathae, in tegenstelling tot de Neognathae, zijn (Fig 10.1): een relatief grote *Processus basipterygoideus*, een relatief korte *Processus orbitalis quadrati*, een brede en een relatief naar voren gepositioneerde verbinding tussen het pterygoid en palatinum, een breed

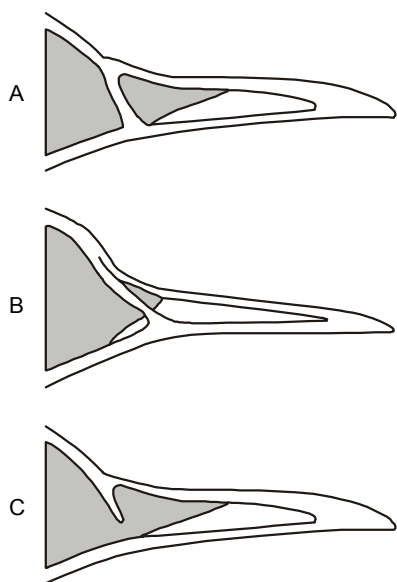


Figuur 10.2. Typen van craniale kinese in vogels (Aangepast van Zusi, 1984). P=protractie, R=retractie; Dichte pijlen wijzen naar het snavel-schedel gewricht, open pijlen wijzen naar de buigzones in de bovensnavel.

vomer en brede pterygoiden. Over het algemeen beschrijven de vijf door Bock (1963) gegeven kwalitatieve kenmerken het palaeognathae PPC goed en komen deze in grote mate overeen met de door ons gevonden kenmerken. We kunnen daarom concluderen dat het palaeognathae PPC een bestaand kenmerk is dat onderscheid maakt tussen Neognathae en Palaeognathae. Ons onderzoek van het PPC heeft aangetoond dat de palaeognathe configuratie van het PPC alleen binnen de Palaeognathae wordt gevonden, wat ook duidt op een monofyletische oorsprong van de Palaeognathae. Dit stelt ons in staat om de monofyletische oorsprong van de Palaeognathae te accepteren.

Vervolgens zijn onze vindingen omtrent het PPC vergeleken met de hypothese van Zweers *et al.* (1997; zie ook Zweers & Vanden Berge, 1997; voor een Nederlandse tekst zie ook Zweers, 1999) over de evolutie van vogels. Dit wordt gedaan aan de hand van een functionele analyse van het PPC met speciale aandacht voor de veronderstelde relatie tussen de morfologie van het palaeognathe PPC en centrale rhynchokinese.

Om de relatie tussen het PPC en de vorm van kinese te bepalen is de morfologie van een neognathe rhynchokinetische vogel onderzocht.



Figuur 10.3. Configuraties van neusgaten. Grijs gebieden zijn het inter-orbitaal en inter-nasale septum.
Neognath holorrhinaal
Neognath schizorhinaal
Paleognath holorrhinaal

Om onderscheid te kunnen maken tussen specifieke kenmerken van Neognathae en de specifieke kenmerken van een rhynchokinetische vogel is de morfologie eerst vergeleken met een algemene beschrijving van de morfologie van een neognathe prokinetische vogel. In hoofdstuk drie is een analyse gemaakt van de morfologische kenmerken en het voedselopname-gedrag van de Kanoetstrandloper (*Calidris canutus*), een gespecialiseerde distaal rhynchokinetische sondeerder (Deze soort prikt met zijn snavel in het wad om schelpen en kleine geleedpotigen te vinden). Deze analyse toont aan dat kenmerken die te maken hebben met rhynchokinese voornamelijk worden aangetroffen in de snavel zelf. Deze kenmerken zijn de duidelijk herkenbare buigzones in de dorsale (aan de rugzijde=boven) en ventrale (aan de buikzijde=onder) botelementen (Fig. 10.2) en de ont koppeling van de beweging in de dorsale en ventrale botelementen door middel van een speciale (schizorhinale) configuratie van de botten rond het neusgat (Fig. 10.3). Morfologische verschillen in het PPC tussen de rhynchokinetische Kanoetstrandloper en een prokinetische

neognathe vogel worden niet gevonden, wat er op duidt dat het type craniale kinese geen grote invloed heeft op de configuratie van het PPC.

Hoewel er geen grote verschillen in de morfologie van het PPC tussen neognathe prokinetische vogels en neognathe rhynchokinetische vogels konden worden gevonden, is het nog steeds mogelijk dat de speciale morfologie van het PPC in *Palaeognathae* het resultaat is van een verschil in functie van het PPC in *Neognathae* en *Palaeognathae*. Om dit te toesten is de beweging van de verschillende elementen van het PPC bepaald tijdens het openen van de bovensnavel. Om de geringe verplaatsing zo nauwkeurig mogelijk te bepalen, zijn ze in drie dimensies berekend. Om deze bepalingen mogelijk te maken is in samenwerking met de Technische Universiteit Delft een nieuwe röntgen stereo-fotogrammetriemethode ontwikkeld.

Hoofdstuk vier beschrijft de methode zoals deze is gebruikt om de verplaatsingen van botelementen in de schedel te bepalen. De methode is een combinatie van röntgen-fotografie en stereo-fotogrammetrie. Stereo-fotogrammetrie wordt gebruikt om driedimensionale coördinaten van object-markers te bepalen aan de hand van tenminste twee foto's van het object uit verschillende hoeken. Normaal gesproken worden deze twee foto's gemaakt door de camera om het voorwerp heen te verplaatsen of door meerdere camera's te gebruiken. Geen van deze methodes kon door ons worden gebruikt in combinatie met röntgenfotografie, aangezien er maar één röntgenbron beschikbaar was en verplaatsing van de camera resulteert in een verandering van de inwendige oriëntering (onderlinge samenhang van bron en film) van de camera. Dit komt doordat in röntgenfotogrammetrie de röntgenbron en de film niet met elkaar zijn verbonden en bij een beweging van de camera de bron en de film nooit op precies dezelfde manier kunnen worden verplaatst. Elke verandering in de configuratie van de camera vermindert de precisie van de berekeningen. In samenwerking met de Technische Universiteit Delft is een nieuwe methode ontwikkeld om deze problemen op te lossen. Er is één röntgenbron gebruikt en in plaats van de camera te bewegen, is het te fotograferen object verplaatst binnen het bereik van de röntgenbron en gefotografeerd vanuit zes verschillende hoeken. Met deze röntgenfoto's zijn coördinaten van markers bepaald met een nauwkeurigheid van 0.12mm.

In hoofdstuk vijf is beschreven hoe de röntgen stereo-fotogrammetrie methode is gebruikt om de verplaatsing van diverse botelementen in het kaakapparaat, inclusief het PPC, te bepalen tijdens het openen van de bovensnavel. Dit is gedaan voor vijf verschillende soorten, drie *Palaeognathae*, een prokinetische en een rhynchokinetische neognathe soort. Er is aangetoond dat Bock's kwalitatieve beschrijving (1964) van de beweging van het PPC tijdens het openen van de bovensnavel juist was en dat er geen grote verschillen zijn in het bewegingspatroon van het PPC tussen soorten met verschillende types van kinese.

In de driedimensionale kinematische analyse is de elevatie van de bovensnavel opgelegd door externe krachten. Aangezien iedere structuur zal buigen indien er voldoende kracht op wordt uitgeoefend, is onderzocht of de morfologie van de snavel van de *Palaeognathae* aangepast is voor rhynchokinese. Voor de analyse van de morfologie van de snavel is gebruik gemaakt van de snavelkenmerken zoals gevonden in de schedel van de distaal rhynchokinetische Kanoetstrandloper (*Calidris canutus*). De morfologische kenmerken die

aanwezig moeten zijn om rhynchokinese mogelijk te maken, zijn: duidelijke buigzones in de ventrale (onderste) en dorsale (bovenste) botelementen van de bovensnavel, ontkoppeling van de beweging in de ventrale en dorsale elementen van de bovensnavel en voldoende spierkracht om beweging van de bovensnavel mogelijk te maken. Daarnaast is onderzocht of de kracht van de pterygoid-spier inderdaad bijdraagt aan de totale bijtkracht, zoals voorgesteld door Zweers *et al.* (1997), voor het voorouderlijk palaeognathe voedselopname systeem. De ontkoppeling van de beweging in de dorsale en ventrale botelementen was duidelijk waarneembaar. Er zijn echter geen duidelijke buigzones aangetoond in de botelementen van de bovensnavel. Enkele ietwat dunnere zones zijn waarneembaar in de botelementen van de bovensnavel, maar de positie van deze zones verschilt van de positie waar normaal gesproken buiging wordt waargenomen. De analyse van de spierkrachten laat zien dat de kracht van de *Musculus protractor pterygoidei et quadrati* groot genoeg is om de bovensnavel te openen. De analyse toonde ook aan dat de configuratie van de spieren en de schedel zodanig is dat het resulteert in een zeer lage totale bijtkracht. Een opmerkelijk kenmerk van de palaeognathe schedel is de aanwezigheid van een grote *Processus basipterygoideus*. Dit element kan in combinatie met de grote *Musculus pterygoideus* functioneren als een stabiliserings-mechanisme, wat er voor zorg draagt dat de bovensnavel niet wordt ge-eleveerd of gedeprimeerd onder invloed van externe krachten. Grote externe krachten die de bovensnavel opentrekken kunnen vóórkomen tijdens het grazen van planten, wanneer bladeren van de moederplant worden getrokken. Deze resultaten wijzen erop dat de snavel van de Palaeognathae niet ge-adapteerd is voor actieve rhynchokinese, maar dat de beweging in de bovensnavel plaats vindt als gevolg van de natuurlijke buiging die het bot zelf heeft.

In hoofdstuk zeven is het voedselopname gedrag van de Palaeognathae bestudeerd. De transportfase van het voedselopname patroon is een eenvoudige 'Catch & Throw' beweging. Drink gedrag is basaal en bestaat uit een scheppende beweging gevolgd door een tip-up fase met lage amplitude. Craniale kinese is beperkt en vindt alleen plaats tijdens maximale opening van de snavel en is altijd naar boven gericht (elevatie). Er is gevonden dat buiging optreedt over de gehele lengte van de bovensnavel, met name vlakbij het puntje van de snavel. De 'oppak'-fase en de transport fases in het voedselopname gedrag lijken sterk op de fases zoals deze worden gevonden bij Neognathae en er is geen indicatie dat de Palaeognathae onderhevig zijn aan andere selectieve krachten ten gevolgen van voedsel opname dan de Neognathae.

In hoofdstuk acht wordt de eerder genoemde neotenie-hypothese getest. Er is een numerieke methode gebruikt om het PPC van volwassen Palaeognathae te vergelijken met diverse ontwikkelingsstadia van een neognathe vogel. Dit toont aan dat er grote verschillen bestaan tussen de morfologie van volwassen Palaeognathae en de ontwikkelingsstadia van een neognathe vogel, wat er op wijst dat de neotenie-hypothese onjuist is.

Evolutie tijdens het Krijt

De resultaten van dit proefschrift zullen worden gebruikt om de hypothese van Zweers *et al.* (1997; zie ook Zweers & Vanden Berge, 1997; voor nederlands zie ook Zweers, 1999) omtrent

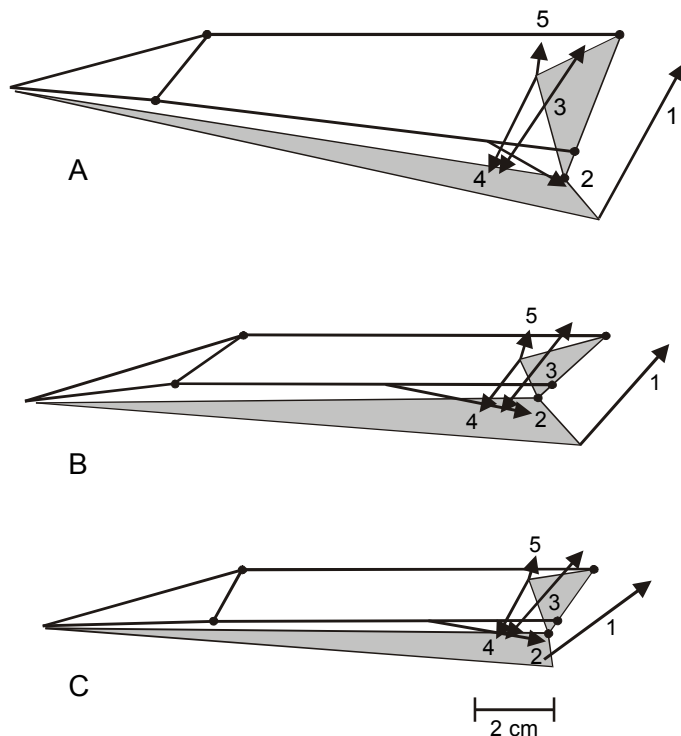
de evolutie van de vogels te testen. Er wordt vanuit gegaan dat de oorsprong van de vogels ligt in de Coelosauria en dat vogels waarschijnlijk nauw verwant zijn aan de Dromaeosauria (Padian & Chiappe, 1988). De eerste stap tijdens de evolutie in de richting van het moderne voedselopname-mechanisme van vogels is de fenestratie (het ontstaan van gaten/vensters) van de schedel en de reductie van het aantal botelementen in het laterale (zijkant) vlak van de schedel zoals beschreven door Zweers *et al.* (1997). Deze reductie en fenestratie resulteerde in een flexibele schedel zonder mechanisme voor craniale kinese. Het bewegelijk worden van het palatinum wordt beschouwd als de volgende stap in de evolutie. Dit werd op drie verschillende wijzen gerealiseerd, wat resulteerde in een drievoudige splitsing in de evolutie. De drie lijnen worden beschreven als een niet-kinetische lijn, een pre-rhynchokinetische lijn (vanaf nu palaeognathe lijn genoemd) en een pre-prokinetische lijn (vanaf nu neognathe lijn genoemd). Aangezien moderne vogels alleen in de laatste twee lijnen worden gevonden, zullen we onze aandacht alleen op deze twee richten. De splitsing in drieën is gebaseerd op de reductie van het pterygoid en de mogelijkheid om krachten over te brengen tussen het quadratum en de bovensnavel. Het belangrijkste verschil tussen de palaeognathe lijn en de neognathe lijn van Zweers *et al.* (1997) is de aanwezigheid van een vomerale-maxillaire verbinding. Andere kenmerken die verschillen in de twee lijnen zijn aanwezig in het pterygoid, maar deze vallen niet volledig samen met de palaeognathe en de neognathe lijn. In beide lijnen zijn twee pterygoid-delen aanwezig tijdens ontwikkeling, waarvan het voorste deel of met het palatinum fuseert of volledig verdwijnt. Opvallend is dat de veronderstelde verdeling leidt tot de aanwezigheid van a-kinetische soorten in alle drie de lijnen en dat de mogelijkheid tot kinese zich in elke lijn afzonderlijk ontwikkelt. Onze analyse toont aan dat in elk van de veronderstelde kinetische lijnen zowel de rol en de positie van de botelementen van het PPC (behalve het vomer) als het bewegingspatroon van het PPC vrijwel identiek zijn. Dit duidt erop dat het loskomen van het palatinum eerder in evolutie heeft plaatsgevonden, resulterend in een kinetische en een akinetische lijn. Met deze aanpassing is het transformatie schema van Zweers *et al.* (1997) gelijk aan de klassieke veronderstelling dat de Palaeognathae basaal zijn binnen moderne vogels en de zustergroep (meest nauw-verwante groep) van de Neognathae (Cracraft, 1986; Sibley & Ahlquist, 1990). Gebaseerd op de gegevens van Cooper & Penny (1997) is de kinetische lijn ontstaan tijdens het Krijt, bijna direct gevolgd door een splitsing in de Neognathae en de Palaeognathae.

De overgang van het Krijt naar het Tertiair

De volgende stap in de evolutie van de vogels is de overleving van overgang van het Krijt-tijdperk naar het Tertiair-tijdperk. Deze overgang, 65 miljoen jaar geleden, wordt de K-T grens genoemd en is de periode waarin alle dinosauriërs uitstierven. Een belangrijke ecologische ramp tijdens deze periode was dat er voedselschaarste optrad. Zweers *et al.* (1997) beschrijven voor de Palaeognathe-lijn de mogelijke overgebleven voedselbronnen als zijnde stug en taai plantaardig voedsel. Ze veronderstellen dat voor het eten van dit voedsel de volgende adaptaties noodzakelijk zijn: grote bijkrachten, een in hoge mate aan te passen rhamphoteca

(leerachtige of nagelachtige laag om de snavel heen) en nekwerfels die ervoor zorgen dat de nek goed beweegbaar is (hetereocoele wervels). In deze analyse hebben we ons speciaal gericht op de bijtkracht aangezien dit een functionele eis is die direct werkt op het kaakapparaat. Zweers *et al.* postuleren dat een hoge bijtkracht mogelijk is doordat de schedel kinetisch en het palatinum beweeglijk is, en door een extra kracht component van de *Musculus pterygoideus* (Fig. 10.4). Er wordt aangenomen dat na het beweeglijk worden van het palatinum, de *Musculus pterygoideus* met een extra, op het palatinum werkende, component bijdraagt aan de bijtkracht van zowel de boven- als ondersnavel.

De aannames van aanzienlijke extra bijtkracht lijken onjuist voor de palaeognathe lijn. Het is

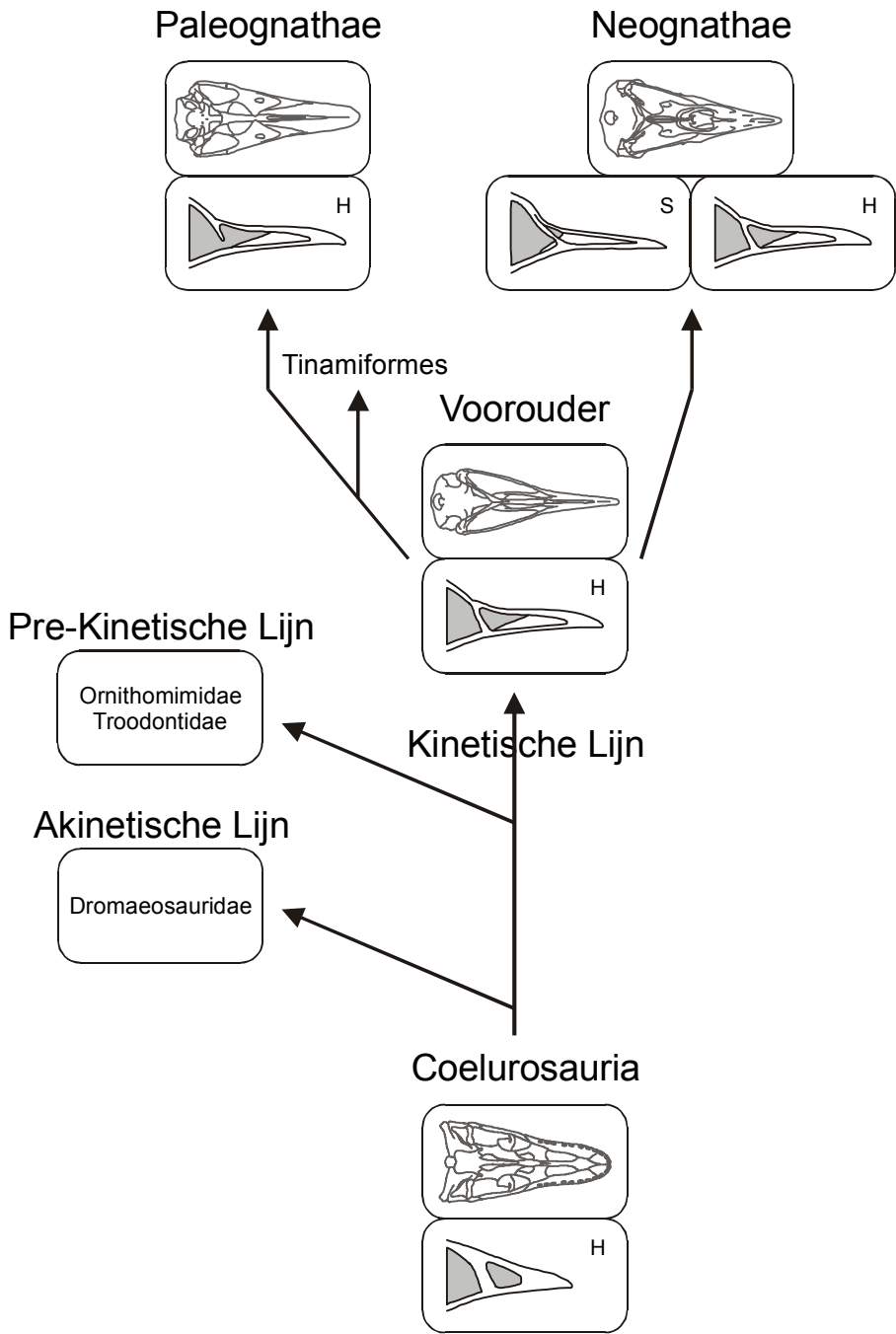


Figuur 10.4. Schematische voorstelling van de schedel van drie soorten Paleognathae. A. Struisvogel (*Struthio camelus*), B. Emoe (*Dromaius novaehollandiae*), C. Nandoe (*Rhea americana*). Pijlen representeren de richting en lengte van de belangrijkste spiergroepen.: 1. *Musculus depressor mandibulae*, 2. *Musculus pterygoideus*, 3. *Musculus adductor mandibulae externus*, 4. Adductor spier complex van het quadratum, 5. *Musculus protractor pterygoidei et quadrati*. Grize gebieden representeren het quadratum en de onderkaak. Draaipunten zijn aangegeven met kleine cirkels.

echter mogelijk met het voedselopname gedrag van moderne palaeognathe om op een alternatieve wijze stug en taai plantaardig voedsel te vergaren. De Palaeognathae gebruiken geen grote krachten tijdens de voedselopname (Hoofdstuk 7) maar hebben een mechanisme ontwikkeld dat weerstand biedt tegen elevatie van de bovensnavel als gevolg van grote externe krachten. De algehele morfologie van de schedel laat ook zien dat de noodzakelijke aanpassingen voor rhynchokinese in de bovensnavel ontbreken. Als meest belangrijke punt is aangetoond dat de goed ontwikkelde pterygoid spieren geen significante bijdrage leveren aan de totale bijtkracht (Hoofdstuk 6). We concluderen daarom dat de hypothese van Zweers *et al.* (1997) dat de *Musculus pterygoideus* in combinatie met een bewegelijk palatinum de bijtkracht vergroot, niet juist is voor de Palaeognathae. Zoals terecht opgemerkt door Zweers *et al.* (1997) werkt de *Musculus pterygoideus* zowel op de bovensnavel als de ondersnavel. Als gevolg van de zeer ineffektieve werklijn van de spier op de onderkaak echter, is de bijdrage van de spier aan bovenkaak depressie veel groter dan aan onderkaak elevatie, met als gevolg dat de onderkaak ook wordt gedepresseerd. De depressie van boven- en ondersnavel moet worden gecompenseerd door de activatie van de adductor spieren van de onderkaak. Het is daarom dat, indien de pterygoid spier in grootte toeneemt, de adductor spieren ook moeten toenemen, om zodoende de krachten op beide snavels in evenwicht te houden.

Hoewel de bijtkracht niet toeneemt door de ont koppeling van het palatinum, is het niet onmogelijk dat de configuratie van het palaeognathe PPC op een andere manier de passage van de K-T grens heeft mogelijk gemaakt. Indien de voorouderlijke Palaeognathae inderdaad leefden van stugge en taaie bladeren tijdens te K-T overgang is het aannemelijk dat zij hierbij dezelfde voedselopname methode gebruikten als de moderne Palaeognathae. Deze vogels verwijderen bladeren van planten, of uit de grond (b.v. grassen), door middel van een naar achter gerichte rukkende beweging met een vertikaal georiënteerde kop (Hoofdstuk 7). Deze beweging resulteert bij stugge planten in grote externe krachten op de bovensnavel, wat kan resulteren in het open gaan van de bovensnavel en dus verlies van grip op het voedsel. De grote *Musculus pterygoideus* kan worden gebruikt om deze externe krachten te compenseren. De aanwezigheid van de *Processus basipterygoideus* voorkomt overcompensatie, resulterend in een depressie van boven- en ondersnavel, doordat deze processus de achterwaartse beweging van het palatinum blokkeert (Hoofdstuk 6).

Het feit dat de bovensnavel moet worden gestabiliseerd door spieractiviteit duidt erop dat de voorouderlijke soorten van de Palaeognathae kinetisch waren, en dat het stabiliserend mechanisme later in de evolutie aan de configuratie is toegevoegd. Een belangrijke vraag blijft echter of de voorouder van de Palaeognathae prokinetisch dan wel rhynchokinetisch was. Zoals eerder vermeld zijn duidelijke buigzones in de bovensnavel afwezig, wat erop duidt dat de voorouder niet rhynchokinetisch was. De ventrale en dorsale botelementen zijn echter wel ontkoppeld in hun beweging, maar door middel van een ander mechanisme dan gevonden wordt in neognathe vogels. De aanwezigheid van een holorhinaal neusgat duidt op een oorsprong van de Palaeognathae in een akinetische dan wel een prokinetische voorouder.



Figuur 10.5. Onderschrift op tegenoverliggende pagina.

Een alternatieve hypothese zou kunnen zijn dat het holorhinale neusgat van de Palaeognathae een gevolg is van neotenie. In dat geval is het mogelijk dat de Palaeognathae zijn ontstaan uit een rhynchokinetische voorouder met een schizorhinaal neusgat. Onze analyse van het PPC laat echter zien dat er geen kenmerken aanwezig zijn die ook worden gevonden in embryonale stadia van een neognathe vogel. Om deze reden wordt de hypothese verworpen dat de morfologie van de palaeognathe schedel is ontstaan door neotenie. Het is echter nog steeds mogelijk dat andere kenmerken zoals het niet-vliegen en de donsachtige veren wel het resultaat zijn van neotenie (de Beer, 1956).

De evolutie van de Palaeognathe vogels

Naar aanleiding van de hierboven beschreven resultaten is een nieuw evolutionair-ontwikkelingstraject voor de Palaeognathae beschreven (Fig. 10.5). De afwijkende morfologie van de Palaeognathae maakt het mogelijk om grote externe krachten op de bovensnavel te weerstaan, die voor kunnen komen tijdens het grazen van stugge plantendelen. Er wordt verondersteld dat deze adaptatie het voor de Palaeognathae heeft mogelijk gemaakt om de K-T grens te passeren. Dit bevestigt de hypothese dat de splitsing tussen de Neognathae en de Palaeognathae plaats heeft gevonden tijdens het Krijt (Cooper & Penny, 1997; Zweers *et al.*, 1997). Het identieke bewegingspatroon van het PPC in neognathe en palaeognathe vogels duidt erop dat de voorouderlijke vogel kinetisch moet zijn geweest met een beweegelijk palatinum. Vanuit deze voorouderlijke soort zijn twee lijnen ontstaan, de palaeognathe en de neognathe lijn. Een belangrijk probleem is het bepalen van de configuratie van de schedel van de vooroudersoort. Aangezien zowel de Palaeognathae als de Neognathae direct uit de voorouder soort zijn ontstaan (neotenie speelt geen rol) moeten alle elementen die in één van de twee lijnen aanwezig zijn, ook aanwezig zijn in de vooroudersoort. Om deze reden moet de vooroudersoort van alle moderne vogels zowel een *Vomer* als een *Processus basipterygoideus* bezitten. Aangezien een holorhinaal neusgat zowel in de Palaeognathae als de Neognathae

Figuur 10.5. (op tegenoverliggende pagina) Aangepaste evolutionaire geschiedenis van de Palaeognathae gebaseerd op de hypothese van Zweers et al. (1997). Binnen de Coelurosauria ontstaat eerst een akinetische lijn, waarin de Dromaeosauridea worden geplaatst. De andere lijn heeft gereduceerde craniale botelementen en wordt als pre-kinetisch beschouwd. De laatst genoemde lijn splitst in een kinetische lijn (Avialae) en een pre-kinetische lijn gebaseerd op een beweegelijk pterygoid-palatinum complex. In de pre-kinetische lijn zitten de Ornithomimidae en de Troodontidae. Het voorouderlijk ontwerp binnen de kinetische lijn heeft een beweeglijk pterygoid-palatinum complex, een holorhinale configuratie van het neusgat en is (pre-) prokinetisch. Door verschillen in de manier van foerageren heeft een splitsing tussen de Palaeognathae en Neognathae plaatsgevonden. Deze splitsing heeft waarschijnlijk plaatsgevonden vóór de K-T grens. Binnen de Palaeognathe lijn zijn de Tinamous waarschijnlijk de meest basale groep.

H=holorhinale configuratie van het neusgat, S=schizorhinale configuratie van het neusgat.

aanwezig is, wordt verondersteld dat de vooroudersoort eveneens een holorhinaal neusgat bezat en waarschijnlijk (pre-) prokinetisch was. De algemene configuratie van de schedel van de voorouderlijke vogelsoort kan daarom sterk geleken hebben op de configuratie zoals deze te vinden is in hedendaagse Tinamiformes. Binnen de morfologie van de schedel van de Tinamiformes zijn alle elementen van het Palaeognathe PPC aanwezig en is het neusgat holorhinaal met een ononderbroken lateraal botelement. Een diversificatie in het voedselopname gedrag heeft mogelijk geresulteerd in de splitsing tussen de Neognathae en de Palaeognathae. De palaeognathe lijn ging over op het fourageren op voedseltypen waarvoor grote krachten noodzakelijk zijn om ze te vergaren en op te eten. Hoewel het onaannemelijk is dat de Palaeognathae de enige vogelgroep vormen die op deze voedseltypen fourageerde, wordt aangenomen dat de specifieke problemen van het foerageren op deze voedseltype in de beide lijnen verschillend zijn opgelost. In de neognathe lijn werden de taaie, stugge voedseldelen gesneden door middel van scherpe randen op de rhamphotheca, die niet ontwikkeld zijn binnen de Palaeognathae. Binnen de Palaeognathae wordt voor het verzamelen van het voedsel gebruik gemaakt van krachten uit de nek, en zonder mogelijkheid om het voedsel te verkleinen ontwikkelde zich een voedselopname gedrag wat geoptimaliseerd is voor het intra-oraal transport van groot voedsel. Het gebruik van nekkrachten resulteerde in een secundaire versterking van de schedelmorfologie om de snavel te stabiliseren. Dit resulteerde in een sterk, verstevigd PPC. Het voedselopname gedrag, waarbij de nek de krachten genereert voor het verkrijgen van voedsel, kan geresulteerd hebben in een toename van de grootte van de dieren, waardoor nog grotere krachten konden worden gegenereerd.

De hypothese van Zweers *et al.* (1997) dat de Palaeognathae voldoende waren geadapteerd om de K-T grens te passeren wordt onderschreven. Daarnaast veronderstel ik dat de Palaeognathae vóór de K-T grens zijn ontstaan uit een (pre-) prokinetische voorouder. Gebaseerd op de aanwezigheid van de grote *Processus basipterygoideus* en het grote *Vomer* moet het PPC van de Palaeognathae sterk lijken op het PPC van de vooroudersoort. Ik concludeer dat de Palaeognathae de eerst ontstane groep zijn binnen de moderne vogels en de zustergroep van alle andere levende vogels.

REFERENCES

- Alvarenga, H.M.F. 1983.** Uma ave ratita do paleoceno brasileiro: bacia calcária de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro. *Boletim do Museu Nacional (Rio de Janeiro), Geologia, n.s.* **41**: 1-11.
- Alvarenga, H.M.F. & J.F. Bonaparte 1992.** A new flightless landbird from the Cretaceous of Patagonia. *Papers in Avian Paleontology. Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* **36**: 51-64.
- Archey, G. 1941.** The moa. A study of Dinornithiformes. *Bulletin of the Auckland Institute and Museum* **1**: 1-119.
- Athesian, G.A., L.J. Soslowsky & V.C. Mow 1991.** Quantification of articular surface topography and cartilage thickness in knee joints using stereophotogrammetry. *Journal of Biomechanics* **24**(8): 761-776.
- Atkinson, K.B. (Ed.), 1996.** *Close Range Photogrammetry and Machine Vision*. Caithness Whittles.
- Axelsson, P., R. Johnsson & B. Stromqvist 1996.** Mechanics of the external fixation test in the lumbar spine: A roentgen stereophotogrammetric analysis. *Spine* **21**(3): 330-333.
- Axelsson, P., R. Johnsson & B. Stromqvist 1997.** The spondylolytic vertebra and its adjacent segment: Mobility measured before and after posterolateral fusion. *Spine* **22**(4): 414-417.
- Baarda, W. 1968.** A testing procedure for use in geodetic networks. Netherlands geodetic commission, *Publications on Geodesy, New Series* **2**(4).
- Baumel, J.J., A.S. King, J.E. Breazile, H.E. Evans & J.C. Vanden Berge (eds.) 1993.** *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*, second edition. Publication No. 23, Publications of Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Mass.
- Beddard, F. 1898.** *The Structure and Classification of Birds*. Longmans, Green and co. London.
- de Beer, G. 1937.** The palate of aves. IN: *The Development of the Vertebrate Skull*. Oxford University Press. London.
- de Beer, G. 1956.** The evolution of Ratites. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* **4**(2): 5-70.
- Bellairs, R. & M. Osmond 1998.** *The Atlas of Chick Development*. Academic Press, San Diego.
- Bledsoe, A.H. 1988.** A phylogenetic analysis of postcranial skeletal characters of the Ratite birds. *Annals of the Carnegie Museum* **57**: 73-90.
- Bock, W.J. & Ch. R. Shear 1972.** A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. *Anatomischer Anzeiger Bd.* **130**: 222-227.
- Bock, W.J. 1963.** The cranial evidence for Ratite affinities. *Proceedings of the XIIIth International Ornithological Congress*: 39-54.
- Bock, W.J. 1964.** Kinetics of the avian skull. *Journal of Morphology* **114**: 1-42.
- Bock, W.J. & P. Bühler 1996.** Nomenclature of Cretaceous birds from Romania. *Cretaceous research* **17**(4): 509-514.
- de Boer, L.E.M. 1980.** Do the chromosomes of the Kiwi provide evidence for a monophyletic origin of Ratites? *Nature* **287**: 84-85.

- Bout, R.G. & H.P. Zeigler 1994.** Jaw muscle (EMG) activity and amplitude scaling of jaw movements during eating in pigeons (*Columba livia*). *Journal of comparative physiology A* **174**: 433-442.
- Bout, R.G.** A static force model of the avian skull. *in prep*
- Brodal, A., W. Hild, J. van Limborgh, R. Ortmann, T.H. Schiebler, G. Töndury & E. Wolff 1978.** *Advances in Anatomy, Embryology, and Cell Biology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg & New York.
- Bruning, D.F. 1974.** Social structure and reproductive behaviour in the Greater Rhea. *Living Bird* **13**: 251-294.
- Bühler, P. 1981.** Functional anatomy of the avian jaw apparatus. IN: King, A.S & J. McLelland *Form and Function in Birds*. Vol. 2 Academic Press, London.
- Burton, P.J.K. 1974.** *Feeding and the feeding apparatus in waders: a study of anatomy and adaptations in the Charadriiformes*. British Museum (Natural History), London.
- Caspers, G.J., D. uit de Weerd, J. Wattel & W.W. de Jong 1997.** α -Crystallin sequences support a galliform/anseriform clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **7**(2): 185-188.
- Caspers, G.-J., J. Wattel & W.W. de Jong 1994.** alpha A-Crystallin sequences group Tinamou with Ratites. *Molecular Biology and Evolution* **11**(4): 711-713.
- Chiappe, L.M. 1990.** Flightless birds from the late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Archosaurian Articulations* **1**: 73-77.
- Chiappe, L.M. 1991.** Cretaceous birds of Latin America. *Cretaceous Research* **12**: 52-63.
- Chiappe, L.M. 1995.** The first 85 million years of avian evolution. *Nature* **378**: 349-355.
- Chiappe, L.M. & J.O. Calvo 1989.** Nuevos hallazgos de aves en el cretácico de Patagonia. *Ciencia e Investigacion* **43**: 20-24.
- Cleuren, J. & F. de Vree 1992.** Kinematics of the jaw and hyolingual apparatus during feeding in *Caiman crocodilus*. *Journal of Morphology* **212**: 141-154.
- Cooper, A. & D. Penny 1997.** Mass survival of birds across the cretaceous-tertiary boundary: Molecular evidence. *Science* **275**: 1109-1113.
- Cooper, A. 1994.** Dried samples: soft tissues. DNA from museum specimens. IN: B. Herrman & S. Hummel (eds.). *Ancient DNA: Recovery of Genetic Material from Paleontological, Archeological, Museum, Medical, and Forensic Specimens*. Springer-Verlag, New York.
- Cooper, A. 1997.** Studies of avian ancient DNA: from Jurassic park to modern island extinctions. IN: D.P. Mindell (ed.). *Avian Molecular Evolution and Systematics*. Academic Press, San Diego.
- Cooper, A., C. Mourer-Chavire, G.K. Chambers, A. von Haeseler, A.C. Wilson & S. Paäbo 1992.** Independent origin of New Zealand moas and Kiwis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* **89**(18): 8741-8744.
- Cracraft, J. 1974.** Phylogeny and evolution of the Ratite birds. *Ibis* **116**: 494-521.
- Cracraft, J. 1976.** The species of Moas (Aves: Dinornithidae). *Smithsonian contributions to Paleobiology* **27**: 189-205.
- Cracraft, J. 1986.** The origin and early diversification of birds. *Paleobiology* **12**: 383-399.

- Dawson, A., F.J. McNaughton, A.R. Goldsmith & A.A. Degen 1994. Ratite-like neoteny induced by neonatal thyroidectomy of European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Journal of Zoology, London* **232**: 633-639.
- Elzanowski, A. 1977. On the role of basipterygoid processes in some birds. *Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft* **71**: 1303-1307.
- Elzanowski, A. 1986. *Ontogeny and evolution of Ratites*. IN: Ouellet, H. (ed.) *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*. University of Ottawa Press. Ottawa.
- Elzanowski, A. 1995. Cretaceous birds and avian phylogeny. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **181**: 37-53.
- Feduccia, A. 1985. The morphological evidence for Ratite monophyly, fact or fiction. *Proceedings of the 18th International Ornithological Congress*: 184-190.
- Feduccia, A. 1995. Explosive evolution in tertiary birds and mammals. *Science* **267**: 637-638.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from gene frequencies and quantitative characters: finding maximum likelihood estimates. *Evolution* **35**(6): 1229-1242.
- Felsenstein, J. 1993. *PHYLIP (Phylogenetic Inference Package) version 3.5c*.
- Fürbringer, M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*. Vol. II. Van Holkema, Amsterdam.
- Gadow, H 1892. On the classification of birds. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1892**: 229-256.
- Garod, A.H. 1873. On the value in classification of a peculiarity in the anterior margin of the nasal bones in certain birds. *Proceedings of the Zoological Society* **1873**: 33-38.
- Gaunt, A.S. & C. Gans 1990. Architecture of chicken muscles: short fibre patterns and their ontogeny. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **240**: 351-362.
- van Gennip, E.M.S.J. 1986. The osteology, arthrology and myology of the jaw apparatus of the pigeon (*Columba livia* L.). *Netherlands Journal of Zoology* **36**(1): 1-46.
- van Gennip, E.M.S.J. & H. Berkhoudt 1992. Skull mechanics in the pigeon, *Columba livia*. A three-dimensional kinematic model. *Journal of Morphology* **213**: 197-224.
- Gerritsen, A.F.C. 1988. *Feeding techniques and the anatomy of the bill in sandpipers (Calidris)*. Thesis, Leiden University.
- Ghosh, S.K. & F. Poirier 1987. Photogrammetric technique applied to anthropometric study of hands. *Journal of Biomechanics* **20**(7): 729- 732.
- Gingerich, P.D. 1976. Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early tertiary mammals. *American Journal of Science* **276**: 1-28.
- Groth, J.G. & G.F. Barrowclough 1999. Basal divergences in birds and the phylogenetic utility of the nuclear RAG-1 gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**(2): 115-123.
- Gruen, A., H.-G. Maas & A. Keller 1995. Kodak DCS 200 - A camera for high accuracy measurements? *Proceedings Videometrics IV*, SPIE, Philadelphia, vol. 2598.
- Gusseklou, S.W.S. & G.A. Zweers 1999. The paleognathous pterygoid-palatium complex. A true character? *Netherlands journal of zoology* **49**(1): 29-43.

- Gussekløo, S.W.S., B.A.M. Janssen, M.G. Vosselman & R.G. Bout 2000.** A single camera roentgen stereophotogrammetry method for static displacement analysis. *Journal of Biomechanics*. Accepted.
- Hamburger, V. & H.L. Hamilton 1951.** A series of normal stages in the development of the chick embryo. *Journal of Morphology* **88**: 49-92.
- Handford, P. & M.A. Mares 1985.** The mating system of Ratites and Tinamous: an evolutionary perspective. *Biological Journal of the Linnean Society* **25**: 77-104.
- Harrison, C.J.O. & C.A. Walker 1979.** Birds of the British Lower Oligocene. *Tertiary Research Special Paper No. 5*: 29-43.
- Härlid, A. & U. Arnason. 1999.** Analysis of mitochondrial DNA nest Ratite birds within the Neognathae: supporting a neotenus origin of Ratite morphological characters. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **266**: 305-309.
- Hedges, S.B. & L.L. Poling 1999.** A molecular phylogeny of reptiles. *Science* **283**(5405): 998-1001.
- Heidweiller, J. & G.A. Zweers 1990.** Drinking mechanisms in the zebra finch and the Bengalese finch. *Condor* **92**: 1-28.
- Hendy, M.D. & D. Penny 1989.** A framework for the quantitative study of evolutionary trees. *Systematic Zoology* **38**(4): 297-309.
- van den Heuvel, W.F. 1992.** Kinetics of the skull in the chicken (*Gallus gallus domesticus*). *Netherlands Journal of Zoology* **42**(4): 561-582.
- Hildebrand, M., D.M. Bramble, K.F. Liem & D.B. Wake (eds.) 1985** *Functional Vertebrate Morphology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hilding, M.B., H. Lanshammar & L. Ryd 1996.** Knee joint loading and tibial component loosening. *Journal of bone and joint surgery, British volume* **78B**(1): 66-73.
- Hoese, W.J. & M.W. Westneat 1996.** Biomechanics of cranial kinesis in birds: Testing linkage models in the white-throated sparrow (*Zonotrichia albicollis*). *Journal of Morphology* **227**: 305-320.
- Hofer, H. 1945.** Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels, besonders über den der Spechte und Steiſhühner. *Zoologische Jahrbücher* **69**: 1-158.
- Hofer, H. 1954.** Neue Untersuchungen zur Kopf Morphologie. *Proceedings of the Xith International Ornithological Congress*: 104-137.
- Hou, L.H. & Z. Lui 1984.** A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds. *Scientia Sinica* **27**: 1296-1302.
- Houde, P. 1986.** Ostrich ancestors found in the northern hemisphere suggest new hypothesis of Ratite origins. *Nature* **324**: 563-565.
- Houde, P. 1988.** *Paleognathous birds from the early Tertiary of the Northern Hemisphere*. Nuttall Ornithological Club. Cambridge, Mass.
- Houde, P. & Haubold 1987.** *Palaeotis weigelti* restudied: a small Eocene ostrich. *Paleovertebrata* **17**: 27-42.

- Huiskes, R., J. Kremers, A. de Lange, H.J. Woltring, G. Selvik & Th. J.G. van Rens 1985. Analytical stereophotogrammetric determination of three-dimensional knee-joint geometry. *Journal of Biomechanics* **18**(8): 559-570.
- Huxley, T.H. 1867. On the classification of birds; and on the taxonomical value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proceedings of the Zoological Society* **27**: 415-472.
- Ilchmann, T., B. Mjoberg, & H. Wingstrand 1995. Measurement accuracy in acetabular cup wear. Three retrospective methods compared with roentgen stereophotogrammetry. *Journal of Arthroplasty* **10**(5): 636-642.
- Johnson, R. 1984. The cranial and cervical osteology of the European Oystercatcher *Haematopus ostralegus* L. *Journal of Morphology* **182**: 227-244.
- Jollie, M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the falconiformes. *Evolutionary Theory* 1: 285-298; *Evolutionary Theory* 2: 115-208; *Evolutionary Theory* 3: 209-300.
- Kessler, E. & T. Jurcsak 1984. Fossil bird remains in the baxite from Cornet (Romania, Bihor Country). *Travaux du Musée d'Histoire Naturelle, Grigore Antipa* **28**: 289-295.
- Kiss, J., D.W. Murray, A.R. Turner-Smith, J. Bithell & C.J. Bulstrode 1996. Migration of cemented femoral components after THR - Roentgen stereophotogrammetric analysis. *Journal of bone and joint surgery, British volume* **78B**(5): 796-801.
- Kooloos, J.G.M. & G.A. Zweers 1989. Mechanisms of drinking in the mallard (*Anas platyrhynchos*, Anatidae). *Journal of Morphology* **199**: 327-347.
- Kurochkin, E.N. 1982. Новый отряд птиц из нижнего мела монголии. Доклады Академии Наук СССР **262**(2): 452-455. [In Russian: Novi otrjad ptitz iz nizhnego mela Mongolii. *Dokladi Akademii Nauk SSSR* **262**(2): 452-455].
- Kurochkin, E.N. 1995. Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **181**: 79-88.
- de Lange, A., R. Huiskes & J.M.G. Kauer 1990. Measurement errors in roentgen-stereophotogrammetric joint-motion analysis. *Journal of Biomechanics* **23**(3): 259-269.
- Lee, K., J. Feinstein & J. Cracraft 1997. The phylogeny of Ratite birds: resolving conflicts between molecular and morphological data sets. IN: D.P. Mindell (ed.). *Avian Molecular Evolution and Systematics*. Academic Press, San Diego.
- Lemoine, V. 1881. *Recherches sur les oiseaux fossiles des terrain Tertiaires inferieurs des environs de Reims*. part II: 75-170. F.Kuller. Reims.
- Lowe, P.R. 1931. An anatomical review of the 'waders' (Telmatomorphae) with special reference to the families. Subfamilies, and genera within the suborders Limicolae, Gruilimicolae and Lari-limicolae. *Ibis* **1931**(1): 712-771.
- Lydekker, R. 1891. *Catalogue of the Fossil Birds in the British Museum*. British Museum (Natural History). London.
- Manly, B.F.J. 1994. *Multivariate Statistical Methods – A Primer* (2nd edition). Chapman & Hall. London.

- Martella, M.B., D. Renison & J.L. Navarro 1995.** Vigilance in the Greater Rhea: effects of vegetation height and group size. *Journal of Field Ornithology* **66**(2): 215-220.
- Martella, M.B., J.L. Navarro, J.M. Gonnet & S.A. Monge 1996.** Diet of the Greater Rhea in an agro-ecosystem of central Argentina. *Journal of Wildlife Management* **60**(3): 586-592.
- Martin, L.D. 1992.** The status of the Late Palaeocene birds *Gastornis* and *Remiornis*. Papers in avian Paleontology. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* **36**: 99-108.
- McDowell, S. 1948.** The bony palate of birds. Part I, the Palaeognathae. *Auk* **65**: 520-549.
- McGowan, C. 1984.** Evolutionary relationships of Ratites and carinates: evidence from the ontogeny of the tarsus. *Nature* **307**: 733-725.
- Meise, W. 1963.** Verhalten der Staussartigen und Monophylie der Ratitae. *Proceedings of the XIIIth International Ornithological Congress*: 115-125
- Merrem, B. 1813.** Systematis naturalis Avium. *Abhandlungen der Königlische Akademie der Wissenschaften zu Berlin* **1813**: 237-259.
- Millener, P.R. 1982.** And then there were twelve: the taxonomic status of *Anomalopteryx oweni* (Aves: Dinornithidae). *Notornis* **29**: 165-170.
- Mindell, D.P. 1992.** DNA-DNA hybridization and avian biology. *Systematic Biology* **41**(1): 126-134.
- Mindell, D.P., M.D. Sorenson, C.J. Huddleston, H.C. Miranda, A. Knight, S.J. Sawchuk & T.Yuri 1997.** Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA. IN: Mindell, D.P. *Avian Molecular Evolution and Systematics*. Academic Press, San Diego.
- Mindell, D.P., M.D. Sorenson, D.E. Dimcheff, M. Hasegawa, J.C. Ast & T. Yuri 1999.** Interordinal relationships of birds and other reptiles based on whole mitochondrial genomes. *Systematic Biology* **48**(1): 138-152.
- Mivart, S.G. 1877.** On the axial skeleton of the Struthionidae. *Transactions of the Zoological Society of London* **10**: 1-52.
- Mosa, S.G. 1993.** Fall and winter diet and habitat preferences of the Andean Tinamou (*Nothura pentlandii*) in the Northwest Argentina. *Studies on neotropical fauna and environment* **28**(2): 123-128.
- Möll, C. & S. Garwicz 1995.** High-dose methorexate causes short-term suppression of growth in rabbits. *Acta Paediatrica* **84**(11): 1237-1240.
- Müller, W. & E. Weber 1998.** Re-discovery of a supposedly lost muscle in palaeognathous birds and its phylogenetic implications. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Zoologische Reihe* **74**: 11-18.
- Nilsson, K.G. & J. Kärrholm 1996.** RSA in the assessment of aseptic loosening. *Journal of bone and joint surgery, British volume* **78B**(1): 1-3.
- Nuijens, F.W. & R.G. Bout 1998.** The role of two jaw ligaments in the evolution of passerines. *Zoology* **101**: 24-33.

- Oliver, W.R.B. 1949.** The Moas of New Zealand and Australia. *Dominion Museum Bulletin* **15**: 1-204.
- Olson, S.L. 1985.** The fossil record of birds. IN: Farner, D.S., J.R. King & K.C. Parkes. *Avian Biology* 8. Academic Press, London.
- Önsten, I. 1995.** Appositional bone bridging of primary gaps in the dome area of uncemented, porous acetabular components. *Journal of Arthroplasty* **10**(5): 702-706.
- Østgaard, S.E., L. Gottlieb, S. Toksvig-Larsen, A. Lebech, A. Talbot & B. Lund 1997.** Roentgen stereophotogrammetric analysis using computer-based image-analysis. *Journal of Biomechanics* **30**(9): 993-995.
- Owen, R. 1840.** Exhibited bone of unknown struthious bird from New Zealand. *Proceedings of the Zoological Society of London* **7**(83): 169-171.
- Padian, K. & L.M. Chiappe 1998.** The origin and early evolution of birds. *Biological Reviews* **73**: 1-42.
- Parkes, K.S. & G.A. Clark 1966.** An additional character linking Ratites and Tinamous, and an interpretation of their monophyly. *Condor* **68**: 459-471.
- Piersma, T. 1994.** *Close to the edge: energetic bottlenecks and evolution of migratory pathways in Knots*. Thesis, Groningen University.
- Prager, E.M. & A.C. Wilson 1980.** Phylogenetic relationships and rates of evolution in birds. *Acta 17th International Ornithological Congress*: 1209-1214.
- Pycraft, W.P. 1900.** On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae). *Transactions of the Zoological Society of London* **15**: 149-290.
- Quin, B.R. 1996.** Diet and habitat of Emus *Dromaius novaehollandiae* in the Grampians ranges, South-western Victoria. *Emu* **96**: 114-122.
- Raikow, R.J. 1968.** Maintenance behaviour of the Common Rhea. *Wilson Bulletin* **80**(3): 312-319.
- Raikow, R.J. 1969.** Sexual and agonistic behaviour of the Common Rhea. *Wilson Bulletin* **81**(2): 196-206.
- Reboreda, J.C. & G.J. Fernandez 1997.** Sexual, seasonal and group size differences in the allocation of time between vigilance and feeding in the Greater Rhea, *Rhea americana*. *Ethology* **103**: 198-207.
- Rich, P.V. 1979.** The Dromornithidae. *Bureau of Mineral Resources (Geology and Geophysics) Bulletin* **184**.
- Rich, P.V. 1980.** The Australian Dromornithidae: a group of large extinct Ratites. *Los Angeles County Museum of Natural History, Contributions to Science* **330**: 93-103.
- Selvik, G. 1989.** Roentgen stereophotogrammetry. A method for the study of the kinematics of the skeletal system. [Reprint from the original 1974 thesis]. *Acta Orthopaedica Scandinavica Supplementum no. 232, vol. 60*.
- Sereno, P.C. 1999.** The evolution of dinosaurs. *Science* **284**: 2137-2147.

- Sibley, C.G. 1960.** The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. *Ibis* **102**: 215-284.
- Sibley, C.G. & B.L. Monroe 1990.** *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven.
- Sibley, C.G. & B.L. Monroe 1993.** *Supplement to Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven.
- Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist 1981.** The phylogeny and relationship of the Ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. IN: G.G.E. Scudder & J.L. Reveal (eds.). *Evolution today. Proceedings of the 2nd International Congress on Systematic and Evolutionary Biology*. Hunt Institute, Botanic document, Pittsburgh, Pennsylvania.
- Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist 1990.** *Phylogeny and Classification of Birds*. Yale University Press, New Haven.
- Simonetta, A.M. 1960.** On the mechanical implications of the avian skull and their bearing on the evolution and classification of birds. *The Quarterly Review of Biology* **35**: 206-220.
- Starck, J.M. 1995.** Comparative anatomy of the external and middle ear of palaeognathous birds. *Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology* **131**: 1-137.
- Tomlinson, C.A. 1997.** Anomalous pattern of jaw-hyolingual synchrony during true cranioinertial feeding by paleognathous birds. *Journal of Morphology* **232**(3): 330.
- van Tuinen, M., C.G. Sibley & S.B. Hedges 1998.** Phylogeny and biogeography of Ratite birds inferred from DNA sequences and the mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution* **15**(4): 370-376.
- de Vree, F. & Gans, C. 1994.** Feeding in Tetrapods. *Advances in Comparative and Environmental Physiology* **18**: 93-118.
- Vrooman, H.A., E.R. Valstar, G.-J. Brand, D.R. Admiraal, P.M. Rozing & J.H.C. Reiber 1998.** Fast and accurate automated measurements in digitized stereophotogrammetric radiographs. *Journal of Biomechanics* **31**: 491-498.
- Worthy, T.H. 1988a.** An illustrated key to the main leg bones of Moas. *National Museum of New Zealand Miscellaneous Series* **17**: 1-37.
- Worthy, T.H. 1988b.** A re-examination of the Moa genus. *Notornis* **35**: 99-108.
- Worthy, T.H. 1989.** Validation of *Pachyornis australis* Oliver, a medium sized Moa from the South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* **32**: 255-266.
- Zusi, R.L. & J.R. Jehl 1970.** The systematic relationships of *Aechmorhynchus*, *Prosobonia*, and *Phegornis* (Charadriiformes; Charadrii). *Auk* **87**: 760-780.
- Zusi, R.L. 1984.** A functional and evolutionary analysis of rynchokinesis in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* **395**: 1-40.
- Zweers, G.A. & A.F.C. Gerritsen 1997.** Transitions from pecking to probing mechanisms in waders. *Netherlands Journal of Zoology* **47**(2): 161-208.
- Zweers, G.A. & J.C. Vanden Berge 1997a.** Evolutionary transitions in the trophic system of the wader-waterfowl complex. *Netherlands Journal of Zoology* **47**(3): 255-287.

- Zweers, G.A. & J.C. Vanden Berge 1997b.** Birds at geological boundaries. *Zoology* **100**: 183-202.
- Zweers, G.A. 1974.** Structure, movement, and myography of the feeding apparatus of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.). A study in functional anatomy. *Netherlands Journal of Zoology* **24**(4): 323-467.
- Zweers, G.A. 1982.** Pecking of the pigeon (*Columba livia* L.). *Behaviour* **81**(1/2): 173-230.
- Zweers, G.A. 1992.** Behavioural mechanisms of avian drinking. *Netherlands Journal of Zoology* **42**(1): 60-84.
- Zweers, G.A. 1999.** Waarom vogels de dinosauriërs overleefden. IN: Strien, W. van (ed.). *Evolutie betraapt*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Zweers, G.A., J.C. Vanden Berge & H. Berkhoudt 1997.** Evolutionary patterns of avian trophic diversification. *Zoology* **100**: 25-57.
- Zweers, G.A., H. Berkhoudt & J.C. Vanden Berge 1994.** Behavioural mechanisms of avian feeding. *Advances in comparative and environmental physiology* **18**: 243-279.

CURRICULUM VITAE

Sander Wouter Sebastiaan Gussekloo werd op 3 september 1971 geboren te Wassenaar. Zijn opleiding volgde hij aan het Erasmus College te Zoetermeer, waar hij in 1989 zijn VWO-diploma behaalde. In datzelfde jaar begon hij met de studie Informatica aan de Universiteit Leiden. Na het eerste jaar besloot hij dat hij genoeg abstracte wetenschap had gezien en ging in 1990 Biologie studeren te Leiden.

In zijn doctoraalfase liep hij hoofdstage bij de sectie Evolutiebiologie, waar hij onderzoek deed aan de thermo-regulatie van het tweestipslieveheersbeestje (*Adalia bipunctata*). De stage resulteerde een artikel wat samen met Peter de Jong en Paul Brakefield werd gepubliceerd. Zijn tweede stage liep hij bij de sectie Diersystematiek, waar onderzoek werd gedaan aan landslakken van Maleisië. Hiervoor heeft hij 2 maanden veldonderzoek gedaan op het schiereiland van Maleisië.

Op 29 augustus 1995 behaalde hij de titel doctorandus in de biologie en studeerde *Cum Laude* af, waarna hij op 1 februari 1996 kon beginnen als eerste, en enige, Beurspromovendus van het EEW bij de sectie Evolutionaire Morfologie van de Universiteit Leiden. Zijn onderzoek was voornamelijk gericht op de evolutie van Palaeognathen, waarbij voornamelijk gekeken werd naar de evolutie en functionele morfologie van het kaakapparaat van deze vogels. Naast het onderzoek werd hij tevens aangesteld als docent aan dezelfde universiteit en werkte mee aan eerste-jaars practica, tweede-jaars cursussen en seminaria. Daarnaast werd een aantal stage-studenten begeleid. Ongeveer halverwege de aanstelling werd de status van Beurspromovendus omgezet en werd ook hij officieel AIO (Assistent in Opleiding). Na vier jaar onderzoek en deelname aan diverse internationale congressen hoopt hij op 3 mei 2000 te promoveren aan de Universiteit Leiden. Het promotie onderzoek werd afgerond binnen de periode van vier jaar waarvoor hij was aangesteld.

Op 1 februari 2000 is hij begonnen bij de TU te Delft als Post-Doc, waar hij onderzoek zal doen binnen het DIPEX (Development of ImProved Endoprotheses for the upper eXtrimities) project. Het onderzoek zal gericht zijn op het analyseren en verbeteren van de operatiemethodes bij het plaatsen van schouder- en elleboogprotheses.

Publicaties

de Jong, P.W., S.W.S. Gussekloo & P.M. Brakefield 1996. Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions. *Journal of Experimental Biology* **199**(12): 2655-2666.

Gussekloo, S.W.S. & G.A. Zweers 1999. The paleognathous Palatinum-Pterygoid Complex. A True character? *Netherlands Journal of Zoology* **49**(1): 29-43.

Gussekloo, S.W.S., B.A.M. Janssen, M.G. Vosselman & R.G. Bout 2000. A single camera roentgen stereophotogrammetry method for static displacement analysis. *Journal of Biomechanics*. Accepted.

Een trek van onbeschrijfelijke opluchting verspreidde zich over heer Bommels
trekken toen al het weten uit zijn schedel verdween

Marten Toonder, De Weetmuts (8445)