

De morfologische aanpassingen aan het vliegen bij de libel

(Odonata: Anisoptera)

Door: Struyve Tim

Vak: Morfologie van de invertebraten

Gegeven door: Prof Dr. M. Vinex

Inleiding

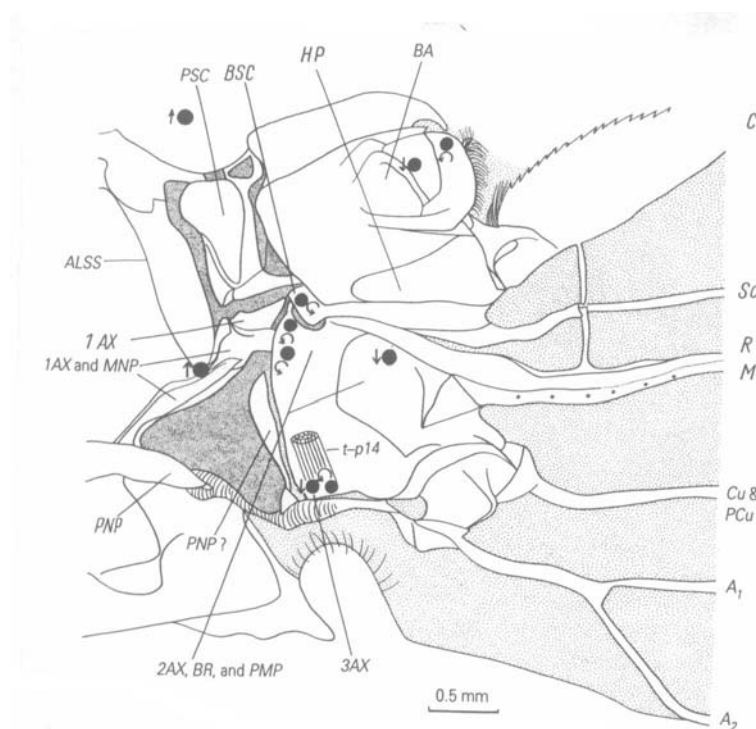
In tegenstelling tot andere insecten met vier vleugels bewegen de voor- en achtervleugels van een libel onafhankelijk van elkaar. Door deze dubbele aandrijving zijn de dieren in staat om snelle manoeuvres te maken.

Bouw van de vleugelbasis

De meeste insecten gebruiken indirecte vliegspieren. Spieren lopen van de tergieten (notum) tot de sternieten. Wanneer deze samentrekken wordt het tergiet naar beneden geduwd en door een hefboomsysteem worden de vleugels naar boven geduwd. Via longitudinale spieren worden de vleugels naar beneden gebracht. De libellen hebben zeer kleine tergieten en dus is

een dergelijk indirect systeem niet aanwezig. Er wordt gebruik gemaakt van directe vliegspieren (figuur 1).

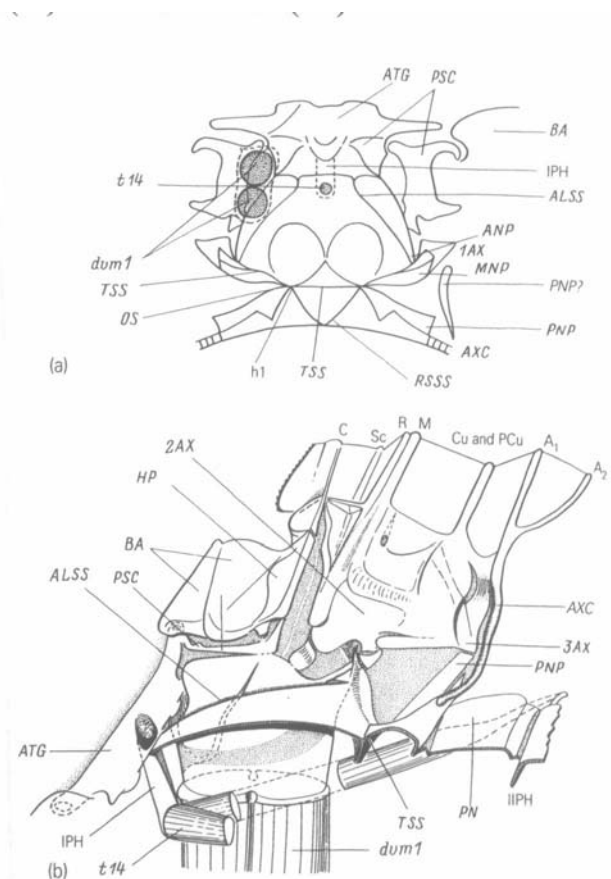
De huidige libellen worden gekenmerkt door een sterk ontwikkeld voorste deel van het notum (de vleugeldragende tergieten worden ingedeeld in een acrotergiet, notum en postnotum), terwijl het achterste deel (met de vleugels) zwak ontwikkeld is en ook door de platen aan de basis van de vleugel, die deze vleugel richten (figuur 2). Deze platen zijn de humerale en de radiale



Figuur 1 : de basis van de voorvleugel met aanduiding van de aanhechtingsplaatsen van de spieren (cirkels) en hun werking (pijlen geven de beweging van de vleugel weer)

axillaire platen. De humerale plaat bestaat uit de humerale plaat zelf (HP) die stevig verbonden is met de basalar scleriet (BA). De radiale axillaire plaat is het resultaat van de gehele of gedeeltelijke fusie van de tweede axillaire scleriet (2AX), de derde axillaire scleriet (3AX), de basiradiale (BR) en de basissen van de mediale (M) en cubitale aders (Cu).

Het prescutum (PSC) (het notum wordt onderverdeeld in prescutum, scutum en scutellum) heeft een groot, sterk gesclerotiseerd deel aan de zijkant dat articuleert met de humerale plaat en dit vormt eveneens een aanhechtingsplaats voor de eerste dorsoventrale spieren (dvml). De transscutale sulcus (TSS) aanwezig in het meso- en metathorax is sterk ontwikkeld ten koste van de scutoscutellaire sulcus (de naad tussen het scutum en het scutellum). De transscutale sulcus zorgt ervoor dat het tergum plooibaar is. De meeste insecten hebben meerdere spieren die naast een vliegfunctie nog een andere functie hebben, namelijk voor de pootbeweging. Deze spieren zijn vastgehecht aan de coxa. Wanneer deze spieren gebruikt worden voor het vliegen dan worden de coxae geïmmobiliseerd en vice versa. De libellen hebben slechts één dergelijke spier (t-cx4). Dit laat toe om de poten tijdens de vlucht vrij te bewegen om prooien te vangen.



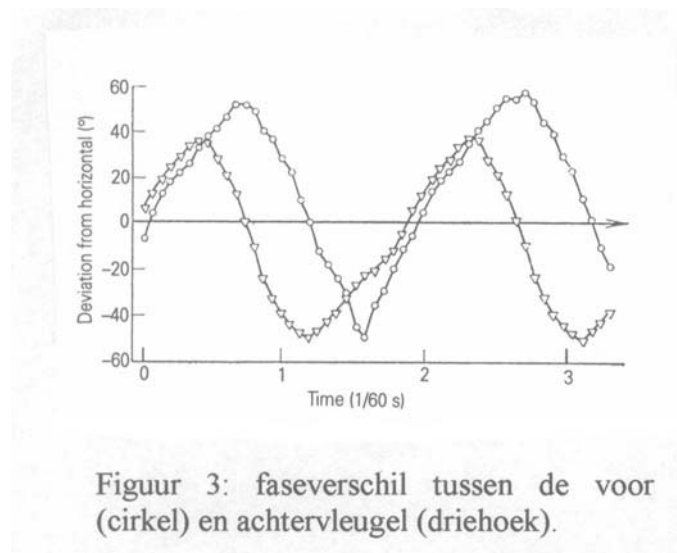
Figuur 2: structuur van de thorax: (a): bovenaanzicht van het mesonotum (b): zijzicht in de mesothorax.

Enkel de indirecte vliegspier t14 aanwezig bij de recente libellen kan gehomologiseerd worden met de indirecte vliegspieren van andere insecten. De spiersystemen van de meso- en metathorax zijn vrij gelijkaardig gebouwd bij de waterjuffers (Odonata: Zygoptera), terwijl bij de Anisoptera één van de mesothoracale tergopleurale spieren (t-pl 1) aanhecht aan het einde van het scutum in plaats van de apofyse van de tergiet. Men veronderstelt dat de situatie in de mesothorax de primitieve toestand is.

Relatie tussen de voor- en achtervleugels

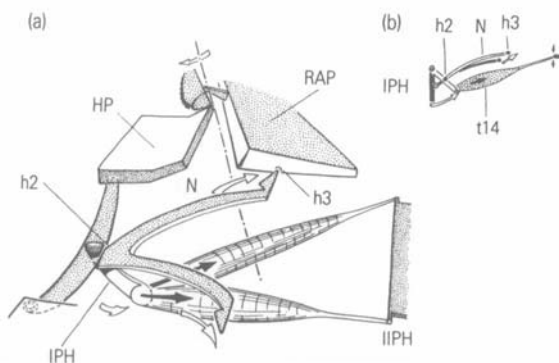
Tussen de voorvleugels en de achtervleugels loopt er een faseverschil van meestal een kwart van de cyclus (bij de Zygoptera ongeveer een halve cyclus), waarbij de voorvleugel achter is ten opzichte van de achtervleugel (figuur 2).

Wanneer een libel vastgezet wordt en de voorvleugel 60° naar beneden wordt gedruwd dan blijft de achtervleugel onbeweeglijk. Wanneer de voorvleugel verder naar beneden wordt gedruwd tot zijn maximum dan bewegen de achtervleugels tot 20° van de verticale positie. Wanneer de basis van de achtervleugels naar beneden wordt gedruwd worden de voorvleugels opgegeven. Zo ook heeft het duwen op de basis van de voorvleugels een invloed op de achtervleugels. Deze bewegingen worden enkel geïnduceerd bij uitersten van de vleugelpositie. Deze eenvoudige testjes wijzen op een inwendige mechanische verbondenheid, maar deze werkt enkel wanneer de voorvleugel 60° naar onder is gedrukt. Het



Figuur 3: faseverschil tussen de voor (cirkel) en achtervleugel (driehoek).

is in dit stadium dat er een vertraging van de voorvleugel en een versnelling van de beweging van de achtervleugel optreedt gedurende de vlucht. Men veronderstelt dat er een recuperatie van energie gebeurt door uitwisseling tussen de vleugelparen. Een analoge energieoverdracht kan ook plaatsvinden wanneer de voorvleugels vertragen wanneer ze maximaal naar boven zijn bewogen en de achtervleugels versnellen. De testen leveren nog geen bewijs, daarvoor moeten we kijken naar de inwendige structuur.



Figuur 4: de werking van de spier t14: (a): in het mesonotum, (b): schematisch.

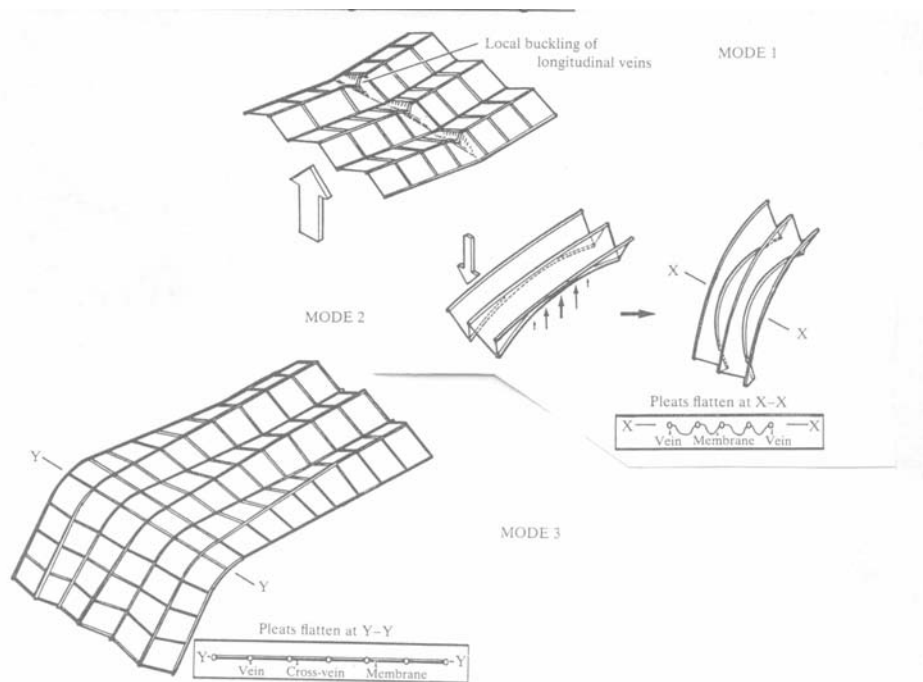
Het is aannemelijk dat dezelfde skeletale elementen voor de voorvleugel zorgen voor vertraging en bij de achtervleugels zorgen voor versnelling (figuur 3). Bij de libel wordt dit type van verbinding gemaakt via de phragma II (de voorste phragma van de metathorax: IIPH),

die een aanhechtingsplaats is voor dorsale longitudinale spieren (t14, die bij vele insecten dient om de vleugels op te vouwen). In de mesothorax hechten deze spieren zich aan de onderzijde van het smalle tweelobbig phragma I (IPH). De uiteinden aan de achterzijde van phragma I divergeren en zijn verbonden met de antecostale suture van het metatergum die een ondersteuning vormt voor de spier, zoals bij de andere insecten. Wanneer de spier contraheert duwt deze de onderzijde van phragma I achteruit zodat het notum (N), dat verbonden is met de phragma I via een articulatie (h2), buigt en opgeheven wordt. De rand van het notum (overeenkomstig met de eerste axillaire scleriet van andere insecten) articuleert met de radiale axillaire plaat (RAP) via het scharnier h3 zodat de beweging doorgegeven kan worden. Dit zorgt voor een rotatie van de radiale axillaire plaat die dezelfde werking hebben als de longitudinale dorsale spieren, maar dan sterker. De spier t14 is eigenlijk te zwak om de radiale axillaire plaat te doen draaien. De grotendeels gereduceerde dorsale longitudinale spieren kunnen eventueel wel als mechanische link fungeren tussen meso- en metathorax. Het is gekend dat de vliegspieren geïnerveerd worden door snelle, trage en dempende axonen. Ze kunnen voor een constante contractie zorgen zodat de spier t14 een stevige link vormt tussen de phragma I en phragma II. Deze link kan kinetische energie doorsturen naar de achtervleugels als phragma I wordt bewogen. Als de voorvleugel daalt bewegen de sclerieten aan de vleugelbasis naar boven. Wanneer de basale en de subalare spieren relaxeren wordt de achterrand van de radiale axillaire plaat naar boven gedraaid en tegelijk de binnenzijde naar beneden geduwd doordat het gewricht h3 elastisch is. Het notum wordt hierdoor naar beneden geduwd en duwt het phragma I voorwaarts. Wanneer de spier t14 langdurig gecontraheerd is zodat deze fungeert als een pees dan wordt phragma II neerwaarts getrokken waardoor de achtervleugel opwaarts beweegt. Dus wordt de kinetische energie van het dalen van de voorvleugel gebruikt om de achtervleugel naar boven te bewegen. Wanneer de voorvleugels hun laagste punt hebben bereikt en beginnen te stijgen wordt de spier t14 gerelaxeerd en wordt de mechanische link beëindigd.

De elasticiteit van de h3 articulatie wordt gecontroleerd door de fulcroalare spier (t-p14) die zich hecht aan de achterrand van de radiale axillaire plaat. Deze spier zorgt voor een vervorming van de radiale axillaire plaat zodat de voor en achterranden naar elkaar toe getrokken worden zodat de spanning op h3 stijgt.

Rol van de doorsnede van de vleugel voor de stevigheidDe vleugel heeft een groot aantal lengteaders, die met elkaar verbonden zijn via dwarsaders. Deze ondersteunen de dunne (2-3µm) membraan. Tegen te grote druk op de vleugel zijn twee mogelijke adaptaties mogelijk: de vleugel is zodanig stevig gebouwd dat deze niet plooit of breekt. Dit zorgt voor een zware vleugel, waardoor de vleugelspieren ook sterker moeten worden vanwege de grotere inertie van de vleugel. Een tweede mogelijke adaptatie tegen te grote druk is de vleugel zwak te maken en ze laten plooiën. De vleugel plooit daarna terug zonder schade. Een te zwakke

vleugel is niet wenselijk. De vleugel van een libel kan in bepaalde mate reversiebel overplooien bij te grote druk.



Figuur 4: drie manieren om de vleugel te plooiën.

De vleugel van de libel heeft een structuur als een gevouwen plaat. Dit wordt aanzien als een aanpassing tegen het buigen volgens de lengteas van de vleugel, zonder dat de vleugel veel zwaarder wordt. Een dergelijke gevouwen structuur is dan wel niet plooibaar in de lengterichting (volgens de richting van de plooiën), maar wel makkelijker in de andere richting. Bij te hoge druk kan deze gevouwen structuur toch plooiën volgens verschillende manieren. Een eerste manier is de lengteaders plaatselijk te laten plooiën (figuur 4: mode 1). Dit zorgt in de testen voor een blijvende schade van de vleugel. Een tweede manier is de lengteaders over een grotere afstand lichtjes te laten doorbuigen (figuur 4: mode 2). Dit is reversiebel maar de dwarsverbindingen moeten ver uiteenstaan zodat de lengteaders de plaats hebben om lichtjes door te buigen. Een laatste manier is de vleugel te ontplooien en dan te laten buigen door de overdruk (figuur 4: mode 3). Dit is de enige manier van plooiën die bij levende insecten is gezien, alhoewel het waarschijnlijk is dat de vorige ook voorkomt. Bij deze laatste methode is het plooiën reversiebel en wordt veel gezien bij de ondiep geplooiëde vleugeltop wanneer deze tegen obstakels botst. Bij sommige andere insecten zijn er speciale plooibare zones in de vleugel ingebouwd.

Aërodynamisch aspect van de vleugels

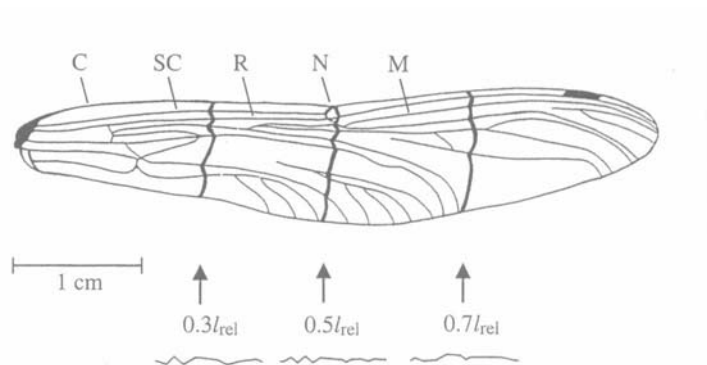
Vanuit aërodynamisch oogpunt lijkt een gevouwen structuur niet handig. In de rimpeling kan immers turbulentie ontstaan die de weerstand vergroot.

De gevouwen plaat heeft een kleine weerstand, vergelijkbaar met deze van een vlakke plaat. Vanwege de het profiel is de weerstand groter dan een vlakke plaat. De vleugeldoorsnede

heeft wel een groter liftend vermogen dan een vlakke plaat. Het profiel met een vlakke voorzijde ter hoogte van de nodus gedraagt zich meer als een vlakke plaat dan de profielen voor en achter de nodus, die zich meer als een plaat met een asymmetrisch profiel. De vleugel voor de nodus heeft een opwaarts gerichte voorzijde en het deel achter de nodus heeft neerwaarts gerichte voorkant. Toch hebben deze twee profielen vrijwel dezelfde aërodynamische eigenschappen. Andere testen toonden wel een verschil tussen de verschillende posities van de voorzijde bij platen die regelmatige gevouwen zijn en waarbij de voor- en achterzijde beide naar boven of naar onder gericht zijn. In de praktijk heeft de vleugel een onregelmatig gevouwen oppervlak, waarbij de omvang van de vouwen afneemt naar de achterzijde van de vleugel toe. De vleugel heeft eerder een profiel waarbij de uiteinden naar beneden zijn gericht. Aangezien achter de nodus de voorzijde opgericht is mate waarin de vleugel gebogen is een kleiner dan wanneer het vooreinde naar beneden is gericht. Dit zorgt ook voor een kleiner liftende vermogen.

Het liftend vermogen van de vleugels van libellen is groot, zeker in vergelijking met andere insecten die een veel kleiner liftend vermogen hebben. In de literatuur wordt vermeld dat het hogere liftend vermogen niet aan het getal van Reynolds, de verhouding van de lengte van de vleugel ten opzichte van de breedte of aan de oppervlakte van de vleugel zou liggen. Een mogelijke reden zou de vorm van het geplooid profiel zijn. Enkel de voorvleugel van sprinkhanen hebben een vergelijkbaar profiel, en ook hier blijkt het liftend vermogen groot.

Het gebogen oppervlak zorgt ervoor dat de lucht aan de bovenzijde een langere weg moet afleggen, met een hogere snelheid dan aan de onderzijde. Aan de bovenzijde heerst er dus een onderdruk hetgeen voor een onderdruk zorgt en dus voor een liftende kracht. Ook op kleinere schaal dan de gehele vleugel vinden we dit terug. Wanneer de oppervlakte geplooid is dan



Figuur 5: voorvleugel (C: costa, SC: subcosta, R: radius, N: nodus, M: mediana) en de profielen op 0.3, 0.5 en 0.7 van de relatieve vleugellengte.

zorgt de top van de plooi voor een opwaartse druk. Maar er zijn eveneens plooien naar onderen gericht die voor een neerwaartse druk zorgen. De netto balans is dus bij een gelijkmatig geplooid oppervlak nul. De vleugel van de libel is niet gelijkmatig geplooid. De positie van de plooien heeft een belangrijke invloed op het liftend vermogen.

De breedte van de vleugel is niet overal gelijk. Aan de basis is deze korter waardoor er minder weerstand optreedt. Ook wanneer met een model bekijkt waarbij de vleugel gevuld werd tussen de plooien blijkt de weerstand te verminderen, ook ten opzichte van de vlakke plaat. Dit is te verklaren door de meer optimale vorm van het vooreinde. De gevulde modellen hebben echter wel een kleiner liftend vermogen.

De nodige structuur voor de bouw en stevigheid van de vleugel is aangepast aan de aërodynamica, niet enkel in het profiel maar ook over de lengte van de vleugel. Aan de basis is de vleugel zodanig gebouwd zodat deze functioneel in orde is. De positie van de voorzijde van de vleugel is hierbij in aërodynamisch opzicht niet ideaal. De eerste mogelijke plaats om het vooreinde naar beneden te kunnen richten is de nodus.

Literatuur

Brodsky, A. M., 1994. The evolution of insect flight. Oxford University Press. 1-229

Kesel, A. B., 2000. Aerodynamic characteristics of dragonfly wing sections compared with technical aerofoils. The journal of experimental biology 203: 3125-3135

Newman, D.J.S. & Wootton, R.J., 1986 An approach to the mechanics of pleating in dragonfly wings. The journal of experimental biology 125: 361-372