



Duikeenden in het IJsselmeergebied

Herkomst, populatie-structuur, biometrie, rui,
conditie en voedselkeuze

door Joep J. de Leeuw en Mennobart R. van Eerden

Flevobericht nr. 373





Duikenden in het IJsselmeergebied

Herkomst, populatie-structuur, biometrie, rui, conditie
en voedselkeuze

door Joep J. de Leeuw en Mennobart R. van Eerden

December 1995

Flevobericht nr. 373
ISBN 90 - 369 - 1137 - 0

illustraties: Jos Zwarts



Referaat

Duikeenden in het IJsselmeergebied: herkomst, populatie-structuur, biometrie, rui, conditie en voedselkeuze /door Joep J. de Leeuw en Mennobart R. van Eerden. Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, Lelystad.
Flevobericht 373.
ISBN 90-369-1137-0

Dit rapport geeft een overzicht van de leefwijze en benutting van voedselbronnen van *duikeenden in het IJsselmeergebied* aan de hand van analyses van een groot aantal in visnetten verdronken duikeenden. De herkomst (uit ringgegevens), populatie-structuur (geslachts- en leeftijdsverhoudingen), biometrie, rui, de aanleg en het gebruik van lichaamsvoorraden en voedsel-oecologie worden besproken.

.....
*Sneeuw op de luiken
doet de duikers duiken*

(Stavoren)

Samenvatting

Duikenden leven van bodemfauna en vormen een zeer omvangrijke ecologische groep in het IJsselmeergebied. Duikenden zoeken hun voedsel 's nachts en onder water, waardoor onderzoek naar de ecologie van deze vogels wordt bemoeilijkt. Dit rapport presenteert een overzicht van analyses van ruim 6000 vogels die tijdens het voedselzoeken in visnetten zijn verdronken in de periode 1979-1990. Deze gegevens leveren unieke informatie waaruit belangrijke aspecten van de levenswijze van verschillende duikenden en hun invloed op de bodemfauna is gereconstrueerd.

Herkomst en verspreiding

Uit ringgegevens en de verspreiding van vangsten blijkt dat Kuifeenden, vooral mannetjes afkomstig uit onder meer Engeland en het Baltisch gebied, in de nazomer op het oostelijk Markermeer ruien. In de winter komen daar nog aanzienlijk grotere aantallen vogels uit het noordoosten bij en verspreiden de vogels zich meer over het hele IJsselmeergebied. In februari concentreren ze zich op het Markermeer. Ook trekken vogels door naar Midden- en Zuid-Europa. Tafeleenden werden beduidend minder gevangen, maar voor hen geldt waarschijnlijk hetzelfde patroon. Toppereenden en Brilduikers zijn uitgesproken wintervogels uit het noorden en verblijven hoofdzakelijk op het IJsselmeer. Bij Toppereenden en Tafeleenden bleken mannetjes het meest algemeen in de midwinter, waarschijnlijk omdat de vrouwtjes gemiddeld zuidelijker overwinteren. Bij Brilduikers werden juist gemiddeld meer vrouwtjes gevonden. Deze soort overwintert in grote aantallen in de Oostzee.

Duikgedrag

Duikenden werden meestal op diepten tussen 3 en 6 m gevangen. Toppereenden duiken gemiddeld wat dieper dan Kuifeenden, terwijl Tafeleenden en Brilduikers op de ondiepere delen van het meer werden gevonden. Mannelijke duikenden duiken dieper dan vrouwtjes en juveniele vogels. Alle soorten werden tot dieper dan 6 m gevangen. Deze diepe duiken behoren waarschijnlijk tot de uitzonderingen, zeker bij Tafeleenden en Brilduikers.

Rui

De vleugelrui vindt plaats in de nazomer, ergens in de periode van juli tot in oktober (de duur is ongeveer 30 dagen). De rui van lichaamsveren duurt langer en voor sommige veervelden (kop en Hals) gaat de rui in een laag tempo door gedurende de winter. Borst- en buikveren staan voortdurend in contact met het koude water en worden niet geruid in de midwinter. Bij Tafeleenden is deze 'ruistop' meer uitgesproken dan bij Kuifeenden en Toppereenden. Vrijwel alle Brilduikers arriveren pas na de rui in het IJsselmeergebied.

Grootte en conditie

Bij alle soorten bleken vrouwtjes wat kleiner te zijn dan mannetjes. Binnen een geslacht zijn de juvenielen vaak iets kleiner dan de adulte vogels, gemeten aan de lengte en hoogte van de snavel, de borstbeen- en de vleugellengte. Na de rui worden lichaamsreserves aangelegd, in hoofdzaak vet. Het piekgewicht (vet vormt dan de helft van het drooggewicht) wordt

bereikt rond de jaarwisseling. Bij Brilduikers valt de piek een maand later. Daarna nemen de vetvoorraden weer af. In koude winters is het vetverbruik wat groter dan in zachte winters. Het vetverbruik in de late winter is groot bij Tafeleenden, wat minder bij Kuifeenden en gering bij Toppereenden. Vermoedelijk hoeven Toppereenden hun vetvoorraad minder aan te spreken, omdat ze vrij groot zijn (relatief geringer warmteverlies) en een groter deel van de voedselbronnen (Driehoeksmossels) voor hen beschikbaar is. De borstspier, nodig voor het vliegen en een belangrijk eiwit-depot, neemt sterk toe in gewicht in de loop van de winter. In het voorjaar is de borstspier zwaarder dan op grond van het gewicht van de vogel direct noodzakelijk is. Dit kan verband houden met het voorbereiden op de terugtrek naar de broedgebieden. Het gewicht van de maagspier kan gezien worden als een maat voor de dagelijkse consumptie van Driehoeksmossels (het kraken van de schelpen gebeurt in de maag). Bij Kuifeenden is de maagspier het grootst tijdens de opvetperiode in het najaar, wanneer de voedselconsumptie blijkbaar het grootst is. Daarna breekt een periode van enigszins interen op de vetvoorraden aan, de maagspier is dan ook kleiner. Het maaggewicht van Toppereenden is het grootst tijdens de koudste maanden (jan./feb.), wanneer de energiebehoefte het grootst is en ze blijkbaar nog nauwelijks hoeven in te teren op de voorraden. Tafeleenden die van Driehoeksmossels leven hebben een twee maal zo grote maagspier als Tafeleenden die Chironomiden-larven eten.

Voedselkeuze

Voor alle soorten duikeenden zijn Driehoeksmossels het stapelvoedsel in de wintermaanden. Kuifeenden eten gedurende de ruiperiode veel kleinere schelpdieren (*Pisidium*, *Potamopyrgus*) en mosselkreeftjes (*Ostracoda*). Het is niet duidelijk waarom in augustus niet of nauwelijks Driehoeksmossels worden gegeten. Vermoedelijk heeft dit niet met de rui te maken. Brilduikers selecteren sterker op de grootte van de mossels dan Kuifeenden en Toppereenden. Brilduikers pikken met hun kortere snavels vermoedelijk gericht naar prooien en fourageren overdag, terwijl de andere eenden meer aangepast zijn aan het 's nachts fourageren op de tast (waarbij al dan niet gebruik wordt gemaakt van een 'filtertechniek').

Fourageersucces

Uit de hoeveelheden mossels die in de slokdarmen werden aangetroffen kan worden afgeleid dat Toppereenden het meest succesvol zijn in het fourageren op Driehoeksmossels. Dan volgen Kuifeenden, terwijl Brilduikers en Tafeleenden het minst efficiënt fourageren. Het fourageersucces hangt samen met de diepte en daardoor met de dichtheid van de mossels. Volwassen vogels zijn succesvoller dan juveniele vogels.

Al met al lijken Toppereenden een competitief voordeel te hebben bij de benutting van voedselbronnen in het IJsselmeergebied mede door het hoge aanbod van Driehoeksmossels, gevolgd door Kuifeenden.

Abstract

Diving ducks in the IJsselmeer area, the Netherlands: population structure, biometry, moult, condition, and food choice. Joep J. de Leeuw and Menno-bart R. van Eerden, 1995. Flevovericht 373, Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, Lelystad. ISBN 90-369-1137-0.

Diving ducks are common winter visitors in the IJsselmeer, the Netherlands, with maximum numbers of 100.000 Tufted Duck (*Aythya fuligula*), 200.000 Scaup (*Aythya marila*), 50.000 Pochard (*Aythya ferina*), and 5.000 Goldeneye (*Bucephala clangula*). Different aspects of the feeding ecology of diving ducks were reconstructed from carcass analyses of 6000 ducks accidentally caught in fishing nets in the winters of 1979 to 1990.

Origin and distribution

Ringling recoveries revealed that Tufted Ducks moulting in the IJsselmeer (30.000 birds) are mainly males from the Baltic area and England. In winter, numbers increase by invading birds from the Baltic area, while others migrate further south (e.g. Switzerland and France). The sex ratio changes over the winter, but is on average male biased in Tufted Duck, Scaup, and Pochard, and female biased in Goldeneye, suggesting that adult males in all species have a more northerly distribution than females and juveniles.

Diving behaviour

Diving ducks were usually caught at depths between 3 and 6 m, but the mean diving depths may be biased due to fishing activity concentrating at deeper parts of the lake. Scaup were caught at greater depths than Tufted Duck. Pochard and Goldeneye seem to prefer shallower depths. Males dive deeper than females and juveniles.

Moult

During wing moult in August and September diving ducks are flightless and concentrate in the central part of the lake. The moult intensity of body feathers gradually declines in autumn, but even in midwinter feathers of head and neck are moulted. In Pochard, moult is more restricted to autumn than in Scaup and Tufted Duck which show more low intensity moult in early winter. Goldeneye usually arrive in the area after moulting.

Biometry and condition

In all species, females have smaller sized bills, sternums, and wings, than males. Juveniles are smaller than adults. After moult, diving ducks deposit fat reserves. Fat masses are highest in January, but in Goldeneye the peak mass is found in February. The fat reserves are used in late winter. The decrease in fat loads is stronger in severe winters. In Scaup and Tufted Duck, the rate of decrease in fat mass is lower than in Pochard. The size of the breast muscle increases in autumn with increasing body mass (i.e. increasing wing load), but there is no decline in muscle mass in late winter (until mid March), probably to prepare for migration to the breeding grounds. The mass of the muscular gizzard increases in autumn but is lower in late winter in the Tufted Duck, but not in Scaup. The gizzard mass seems to reflect the daily food mass to be processed. In Pochard feeding on Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*), gizzard mass is twice the mass of gizzards

of ducks living on Chironomid larvae.

Food choice

Zebra Mussel is the primary food source during winter in all species. Moulting Tufted Duck mainly feed on small molluscs (Pisidium, Potamopyrgus) and Ostracoda, although body mass of the ducks seems to decrease over the moulting period and Zebra Mussels are plenty available. Size selection on Zebra Mussels is more pronounced in Goldeneye than in Tufted Duck and Scaup, respectively, presumably due to their different bill morphology.

Feeding success

The frequency distribution of the amount of mussels found in the oesophagus was used to estimate feeding success. Scaup were most successful in feeding on Zebra Mussels. Goldeneye and Pochard seem least efficient. Feeding success was related to diving depth, following changes in mussel density with depth. Adult birds were more successful than juveniles.

Inhoud

Samenvatting 5

Abstract 7

1. Inleiding 11

2. Methoden 13

2.1 Duikend-materiaal 13

2.2 Dissectie 13

2.3 Biometrie 13

2.4 Gewichten en conditie 14

2.5 Rui 15

2.6 Dieet 15

2.7 Invoer gegevens 15

3. Visserij-activiteit 19

4. Herkomst en populatie-structuur 21

4.1 Herkomst van geringde vogels 21

4.2 Verspreiding van duikenden over het IJsselmeergebied 22

4.3 Populatie-structuur 28

4.3.1 Fenologie 28

4.3.2 Verspreiding 30

4.3.3 Diepte 32

5. Biometrie 35

5.1 Beschrijving structurele grootte 35

5.2 Seizoensvariatie in biometrie 35

6. Rui 39

6.1 Vleugelrui 39

6.2 Rui van lichaamsvelden en staart 44

7. Conditie en gewichtsverloop 47

7.1 Conditie: vet- en eiwitvoorraden 47

7.2 Borstspiergewichten 49

7.3 Correctie voor structurele grootte? 50

7.4 Aanleg van lichaamsvorraden 50

7.5 Gebruik van lichaamsvorraden 52

7.6 Vergewichten 56

7.7 Maaggewichten 57

8. Voedselkeuze 61

8.1 Dieet 61

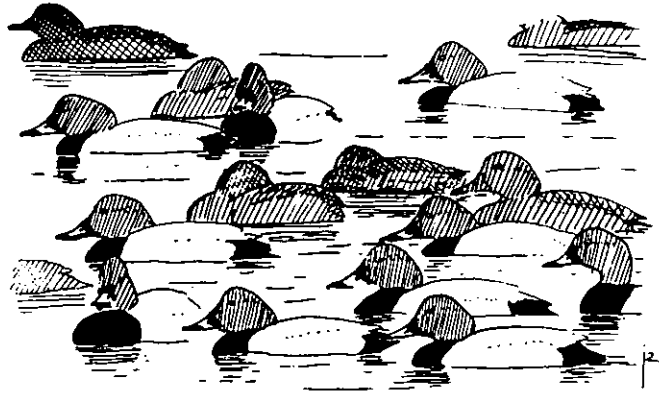
8.2 Waarom geen Driehoeksmossels in de ruiperiode? 64

8.3 Verspreiding van de prooien 66

8.4 Grootte-selectie Driehoeksmossels 68

8.5 Slokdarmvulling en fourageersucces 74

-
- 9. Conclusies en synthese 79
 - 10. Dankwoord 83
 - 11. Literatuur 85
 - 12. Appendices 89



1 Inleiding

De grootste ecologische groep van vogels die gebruik maken van het IJsselmeergebied wordt gevormd door benthos-etende duikeenden.

Kenmerkend voor deze eenden is dat ze hun voedsel duikend van de bodem bemachtigen en voedselbronnen in aquatische ecosystemen kunnen benutten die voor andere vogels ontoegankelijk zijn. Binnen de groep van duikeenden zijn Kuifeend *Aythya fuligula* (jaarlijks maximum aantal gem. 80.000-100.000) en Toppereend *Aythya marila* (jaarlijks maximum 170.000-200.000) de belangrijkste soorten die in het IJsselmeergebied overwinteren (Van Eerden & bij de Vaate 1984, Van Eerden & Zijlstra 1986). Daarnaast komen Tafeleend *Aythya ferina* (jaarlijks max. 25.000-50.000) en Brilduiker *Bucephala clangula* (jaarlijks max. 3.000-5.000) veelvuldig voor. Meerkoeten *Fulica atra* (jaarlijks maximum ca 20.000) leven in het winter-halfjaar ook grotendeels van bodemfauna en zijn daarom ecologisch verwant aan de duikeenden. In dit rapport wordt een overzicht gegeven van de levenswijze van duikeenden en Meerkoeten (samen in het vervolg benthivoren genoemd) in het IJsselmeergebied voor zover deze gereconstrueerd kan worden uit analyses van karkassen van vogels die als bijvangsten van de visserij zijn verzameld. De karkasanalyses geven een gedetailleerd beeld van onder meer de voedselkeuze, conditie, herkomst, rui, en biometrie van de vogels. De zeer omvangrijke dataset legt een fundament onder de studie naar de draagkracht van het IJsselmeergebied en geeft unieke inzichten in deze moeilijk te onderzoeken groep van vogels vanwege onder meer hun hoofdzakelijk nachtelijke fourageeractiviteiten. Het hier gepresenteerde overzicht sluit aan op de reeds verschenen publicaties over karkasanalyses van futen (Piersma 1985), zaagbekken (Platteeuw 1985), nonnetjes (Beekman & Platteeuw 1994) en aalscholvers (Voslamber 1988) uit het IJsselmeergebied.

2 Methoden

2.1 Duikeend-materiaal

De duikeenden zijn verzameld als ongewenste bijvangsten van de visserij in de periode 1979-1990. Het betreft in vrijwel alle gevallen slachtoffers van visserij op Baars en Snoekbaars met staand want. Hierbij worden dagelijks netten 'geschoten' tegen de bodem van het meer en de volgende dag weer binnengehaald. Het seizoen van dit type visserij loopt van 1 augustus tot 15 maart, dus gelijktijdig met de ruiperode en het belangrijkste deel van de overwinteringsperiode van duikeenden in het IJsselmeergebied. In de beginjaren (1979-1981) werden de vogels van diverse visvloten (Enkhuizen, Harderwijk, Stavoren, Urk, Volendam, Wonseradeel en Wieringen) betrokken, in latere jaren vrijwel uitsluitend van de Urker visvloot (Appendix 1, zie ook 3 vangactiviteit).

De binnengekomen vogels werden voorzien van een labnummer en de vangstgegevens werden genoteerd. De vangstgegevens omvatten de datum en de door de vissers opgegeven locatie van de vangst. Naderhand werd de locatie vastgesteld in IJsselmeerkwadranten (km-hokken) en de diepte bepaald aan de hand van IJsselmeerkarten. In enkele gevallen droegen de vogels een ring. Via het Vogeltrekstation werd informatie over de herkomst van de geringde vogels verkregen. De vogels werden ingevroren bij -20 °C en later verwerkt.

2.2 Dissectie

Metingen aan karkassen werden verricht door diverse 'slagers' (Appendix 2). Het gros van de analyses werd uitgevoerd door M.R. van Eerden en J. Muller, danwel onder hun auspiciën. Achtereenvolgens werden uitwendige biometrische gegevens bepaald (versgewicht vogel, snavel- en vleugelmaten), aantal geruide staartpennen, de rui-intensiteit van lichaamsvelden (zowel in- als uitwendig), inwendige biometrie (borstbeen), inspectie van geslachtsorganen en syrinx (bij mannelijke Brilduikers) voor geslachts- en leeftijdsbepaling als aanvulling op verenkleed-kenmerken, het gewicht van een borstspier (grote+kleine borstspier samen), de inhoud van de slokdarm gemeten (aantal items per prooi-soort en bij Driehoeksmossels de lengte van de schelp) en de maaginhoud verzameld, en het gewicht van de lege maag bepaald. De karkassen (inclusief de maag) werden vervolgens gedroogd en het vet werd geëxtraheerd met petroleumether in een soxhlet-opstelling. Van een deel van de borstspieren werd het drooggewicht en vetgewicht gemeten.

2.3 Biometrie

Borstbeen- en snavelmaten werden met een schuifmaat genomen (0.1 mm nauwkeurig) en vleugellengte met een lineaal (1 mm nauwkeurig).

De maten zijn als volgt gedefinieerd:

snavellengte (mm): van einde bevedering middenop de bovensnavel tot snavelpunt (nagel) (E: culmen).

snavelhoogte (mm): hoogte van de bovensnavel gemeten ter hoogte van

einde bevedering middenop de bovensnavel, waarbij lichte druk op de (flexibele) snavelrand wordt uitgevoerd.

vleugellengte (mm): van de vleugelbocht tot einde van de langste slagpen gemeten bij halftoegevouwen vleugel.

borstbeenlengte (mm): lengte van de kam van het borstbeen na sectie (dus zonder huid).

N.B. Bij metingen aan de snavel werden systematische verschillen gevonden tussen slagers. Zonodig zijn alleen biometrische gegevens van M.R. van Eerden (ME) geanalyseerd.

2.4 Gewichten en conditie

Indien het verenkleed min of meer droog was, werd het versgewicht van een intakte vogel bepaald. In de meeste gevallen werd echter alleen het drooggewicht bepaald na dissectie door het karkas 3 dagen bij 115 °C en 4 dagen bij 80 °C in een geventileerde oven te plaatsen. Daarna werd het vet verwijderd met petroleum-ether in een soxhlet-opstelling of door tegenstroomextractie in 5 baden en werd het vetvrij drooggewicht bepaald. De hoeveelheid vet en andere lichaamsvoorraden worden gezien als een maat voor de conditie van een vogel.

De borstspieren zijn apart gehouden en voor een deel (ca. 1600) gedroogd en het vet geëxtraheerd. De droog- en vetgewichten van de karkassen zijn gecorrigeerd door de droog- en vetgewichten van deze borstspieren daarbij op te tellen. Omdat slechts een deel van de borstspieren is geanalyseerd werd van deze groep borstspieren de relatie bepaald tussen resp. drooggewicht en vetgewicht van karkas en de borstspier. De aldus geschatte borstspiergewichten (zie Tabel 1 voor de vergelijkingen) zijn gebruikt om de karkasgewichten te corrigeren. Omwille van de statistiek zijn de op grond van het karkasgewicht geschatte borstspiergewichten gebruikt, ook indien de feitelijke borstspiergewichten bekend waren.

Tabel 1.

Lineaire regressies ($y=a+bx$) van drooggewicht borstspier op drooggewicht karkas (totaal) en van vetdrooggewicht borstspier op vetdrooggewicht van karkas (vet).

		a	b	r ²	n
Tafeleend	totaal	12.78	0.0240	0.40	104
	vet	1.32	0.0063	0.50	27
Kuifeend	totaal	8.89	0.0269	0.52	490
	vet	1.234	0.0067	0.47	142
Toppereend	totaal	10.64	0.0321	0.51	443
	vet	1.29	0.0087	0.60	135
Brilduiker	totaal	5.79	0.0378	0.63	241
	vet	1.14	0.0081	0.50	75

Het verschil tussen de gecorrigeerde vet- en totaal drooggewichten levert de vetvrije drooggewichten.

(N.B. de gecorrigeerde gewichten zijn niet in de originele bestanden opgenomen, maar kunnen met bovenstaande vergelijkingen worden berekend; hierdoor blijft de mogelijkheid bestaan het totale drooggewicht te berekenen met gebruik making van de originele borstspiergewichten. In de hierna volgende analyses is uitsluitend gewerkt met volgens Tabel 1 gecorrigeerde drooggewichten en vetgewichten).

2.5 Rui

Een indicatie voor de slagpenrui wordt verkregen uit de vleugellengte, omdat alle slagpennen simultaan worden geruid bij duikeenden; de vogels zijn gedurende deze periode vleugellam.

De intensiteit van de rui van de verschillende lichaamsvelden (kop, hals, borst, buik, flank, rug, onderstaart) werd genoteerd in 4 klassen (0=geen rui, 1=lichte rui, 2=matige rui, 3=sterke rui) aan de hand van de dichtheid groeiende pennen aan de binnenzijde van de huid. Rui-intensiteit 1, 2 en 3 staan gemiddeld voor 10%, 30% en 60% groeiende pennen.

De staarttui is beschreven als het aantal oude pennen, het aantal groeiende pennen ('halve pennen') en het aantal nieuw geruide pennen. Het totale aantal staartpennen is normaliter 14 bij Kuifeend, Tafeleend, Toppereend, Eidereend, Grote Zeeëend en Meerkoet, en 16 bij Brilduiker en Zwarte Zeeëend, maar uitzonderingen komen voor.

2.6 Dieet

Het dieet werd vastgesteld aan de hand van voedselitems aangetroffen in de slokdarm. Determinatie van de verschillende voedseltypen vond meestal plaats tot op het niveau van genus (voor zover waarneembaar met het blote oog). Bij kleine voedselitems (tot ca. 5 mm) werd alleen het aantal geteld. In enkele gevallen werden frequentieverdelingen gemaakt, of een schatting van het volume van een zeker aantal voedselitems. Bij de grotere items werd in veel gevallen ook de lengte van de voedselitems gemeten. Van de Driehoeksmossels werd altijd een lengte-frequentie-verdeling bepaald in mm-klassen.

2.7 Invoer gegevens

De gegevens over de vangsten werden genoteerd in vangstboeken.

Biometrische gegevens en dergelijke werden genoteerd op systeemkaartjes, evenals gegevens over slokdarminhoud en bijzonderheden (ringen, ziektes, etc.). In de eerste jaren werden deze gegevens gekodeerd opgeslagen in zogenaamde 'eendenboeken'. De resultaten van nadere analyses zoals uitgevoerd door het laboratorium van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders/ Rijkswaterstaat Directie Flevoland (droog- en vetgewichten), werden ingevoerd door het lab. Ook de slokdarminhoud-gegevens zijn voor een belangrijk deel door het lab ingevoerd.

Uiteindelijk zijn alle gegevens ingevoerd in DBASE-bestanden, hetzij door bestaande bestanden over te schrijven en de invoer te controleren, hetzij door gegevens opnieuw in te voeren (eendenboeken en systeemkaartjes). Voor het gebruiksgemak zijn 3 bestanden gemaakt.

1. Het hoofdbestand ('kaart.dbf') bevat van alle geanalyseerde vogels de gegevens over soort, leeftijd, geslacht, vindplaats, datum, slager, biometrie, gewichten, en rui (zie Appendix 3 voor lijst variabelen en aantal vogels waarvan gegevens beschikbaar zijn).

2. Het tweede bestand ('mosplus.dbf') bevat de gegevens over het voedsel dat in de slokdarm is aangetroffen (zie Appendix 4 voor lijst variabelen). Vogels met lege slokdarmen zijn hierin niet opgenomen. In het bestand staan ook de gegevens over soort, geslacht, leeftijd, vindplaats en datum (uit 'kaart.dbf'). Onder variabele OPMERK staan gegevens over bijvoorbeeld de grootte van het gemeten voedselitem of wordt een bijzondere prooi-soort vermeld.

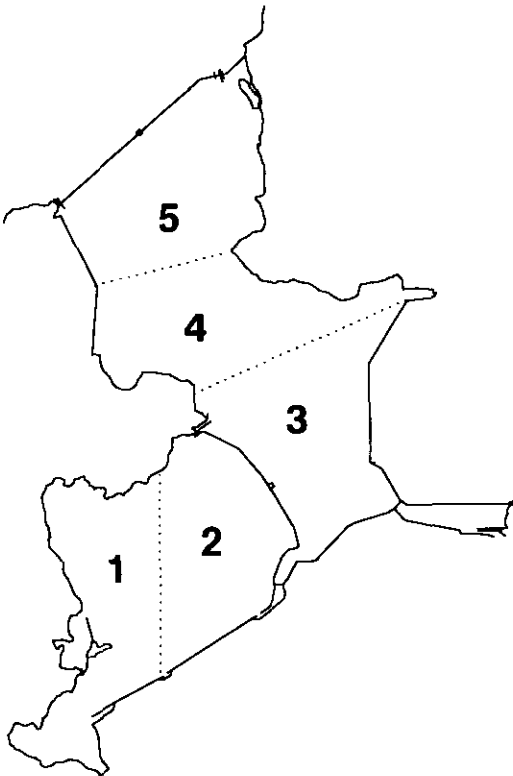
3. Een derde bestand bevat alle vangstgegevens ('vangdata.dbf'). In dit bestand worden ook (nog) niet geanalyseerde vogels vermeld en de naam van de vissersboot die de vogel leverde.
 Alle gegevens van de 3 bestanden zijn te koppelen via het labnummer. In de bestanden en enkele tabellen worden afkortingen gebruikt voor soortsnamen (zie Tabel 2), geslacht ('M' en 'V') en leeftijd ('AD' adult, 'JV' juveniel, '2W' tweede winter vogel (ruim 1 jaar oud)).

Tabel 2.
 Soortscodenamen, zoals gebruikt in databestanden en volgende tabellen, en het aantal geanalyseerde vogels per soort.

soortcode	soortnaam	aantal
BRIL	Brilduiker	767
EIDE	Eider	1
GRZE	Grote Zeeëend	2
KUIF	Kuifeend	2540
MEER	Meerkoet	65
TAFE	Tafeleend	340
TOKU	Topper x Kuifeend	1
TOPP	Toppereend	2322
ZWZE	Zwarte Zeeëend	14

Alle bestanden zijn gecontroleerd op het voorkomen van dubbele labnummers. Deze zijn meestal het gevolg van schrijf- of typefouten bij het invoeren van de diverse bestanden. In voorkomende gevallen werden systeemkaartjes en vangstgegevens vergeleken. In veel gevallen kon het juiste labnummer worden achterhaald (schrijf- of typefouten). Indien dit niet met zekerheid kon worden vastgesteld is een fictief labnummer buiten de bestaande range nummers toegekend. Hieraan kunnen dus geen gegevens uit andere bestanden worden gekoppeld (drooggewicht en vetgewicht bijvoorbeeld). Hiermee is de kans op foutieve koppeling van gegevens geminimaliseerd.

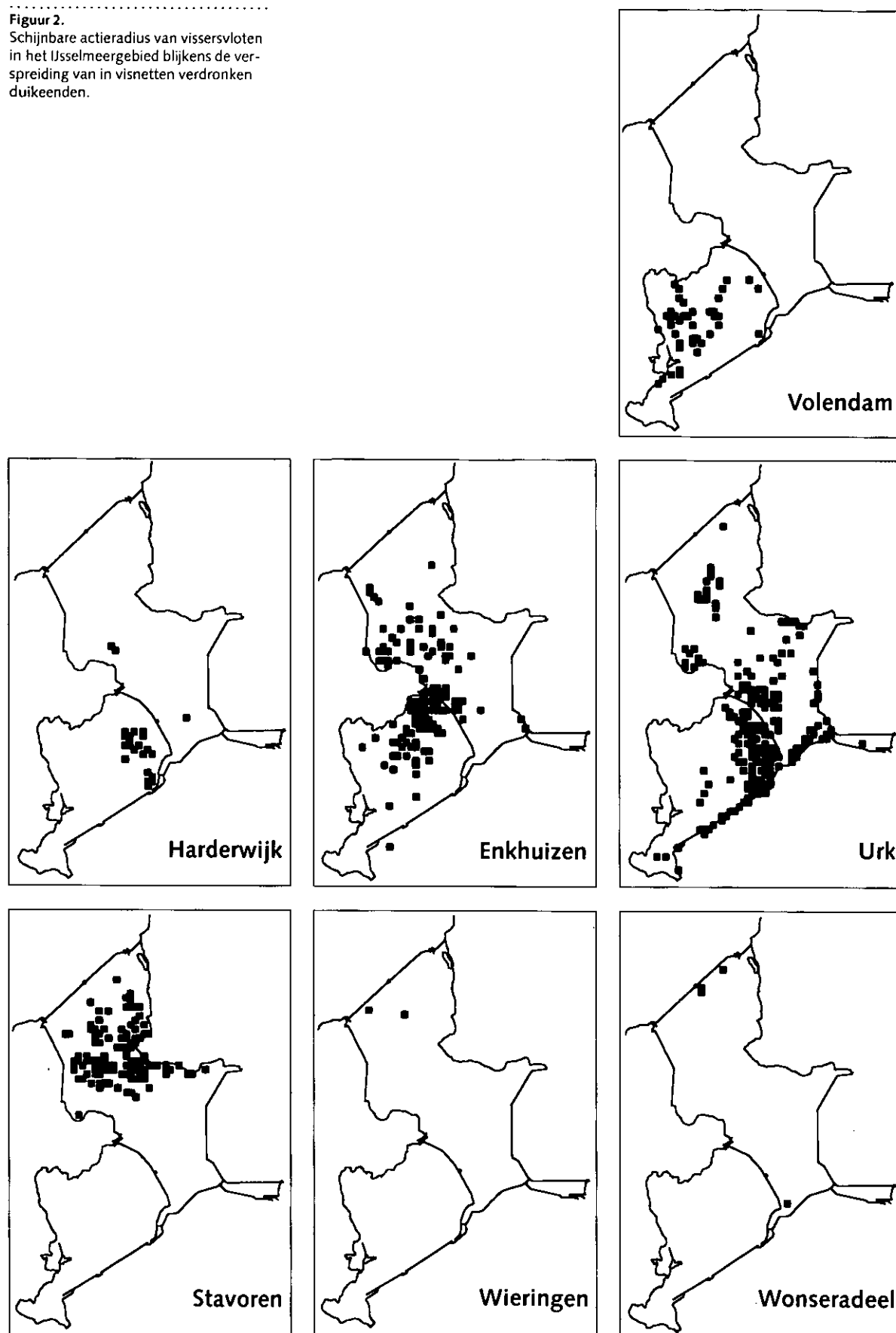
Figuur 1.
 IJsselmeergebied met indeling in 5 sectoren.



De invoer van slokdarmgegevens is systematisch gecontroleerd door de invoer te vergelijken met de oorspronkelijke notities. Van de andere bestanden is de invoer steekproefsgewijs gecontroleerd op onregelmatigheden. Van zoveel mogelijk variabelen zijn frequentie-verdelingen gemaakt en bekeken of de variabelen bij benadering normaal verdeeld waren. Extreme waarden werden gecontroleerd op juiste invoer en zonodig op hun realiteitsgehalte getoetst. Gecorreleerde variabelen (bijv. snavellengte en snavelhoogte, vers- en drooggewicht, vet in borstspier en in karkas) werden tegen elkaar uitgezet. De 'outliers' werden waar mogelijk gecontroleerd op invoerfouten. Teneinde een maximale betrouwbaarheid te garanderen zijn twijfelgevallen niet ingevoerd of uit de bestanden verwijderd.

Om een globale karakterisering van de verspreiding te kunnen geven is het IJsselmeergebied opgedeeld in 5 sectoren (zie Figuur 1), waarbij sector 1 en 2 het Markermeer vertegenwoordigen en sectoren 3, 4 en 5 het IJsselmeer.

Figuur 2.
Schijnbare actieradius van vissersvloten
in het IJsselmeergebied blijkens de ver-
spreiding van in visnetten verdrongen
duikeenden.



3 Visserij-activiteit

De vogels konden vooral worden verzameld dankzij de welwillendheid van vissers. Het gegevensbestand is dus in zekere mate een afgeleide van de visserij-activiteit. Aangezien de verzamelde karkassen daardoor in een aantal opzichten geen representatieve steekproef vormen van de vogels in het gebied wordt hier een kort overzicht gegeven van factoren die tot foutieve interpretaties zouden kunnen leiden.

1. De visserij-activiteit is niet gelijkmatig verdeeld over het gebied. Er zijn bijvoorbeeld geen vogels afkomstig uit het IJmeer en de Gouwzee, belangrijke voedselgebieden voor respectievelijk Tafeleend en Meerkoet.
2. De visserij concentreert zich vaak rond de thuishaven van een bepaalde vissersvloot (zie Figuur 2). Afhankelijk van bijvoorbeeld de welwillendheid van de leveranciers om vogels te verzamelen en de afstand van Lelystad (inspanning om verzamelde vogels op te halen) zijn bepaalde delen sterk over- (oostelijk Markermeer) of ondervertegenwoordigd (noordelijk IJsselmeer).
3. Het aantal vogels dat jaarlijks door een bepaalde visvloot werd binnengebracht varieerde sterk van jaar tot jaar, met mogelijke consequenties voor jaar- en verspreidingseffecten. In de beginjaren werd een breder gebied bestreken dan in latere jaren, toen *alleen nog vogels van Urker vissers werden betrokken* (Appendix 1).
4. Relatief grote aantallen vogels werden binnengebracht in 1980/1981 en 1985/1986 (respectievelijk een matig strenge en een strenge winter), daarbuiten werden beduidend minder vogels verzameld (Appendix 5).
5. De meeste vogels zijn in de midwinter verzameld, overeenstemmend met de grootste aantallen vogels die dan in het gebied verblijven (Van Eerden & bij de Vaate 1984, Van Eerden & Zijlstra 1986). Van Kuifeenden is echter een onevenredig groot deel van de vogels gevangen in de ruiperiode (augustus en september) (Appendix 6).
6. Er zijn aanwijzingen dat vissen in de loop van de winter zich in diepere delen van het meer ophouden, waardoor ook de visserij-activiteit in de winter zich op grotere diepte concentreert. Zo bestaat er bij vissers een voorkeur de netten te schieten aan de rand van putten en vaargeulen. Hierdoor lopen dieper duikende vogels een veel groter risico gevangen te worden in *de netten dan minder diep duikende vogels*.

4 Herkomst en populatie-structuur

4.1 Herkomst van geringde vogels

Onder de 6052 vogels die zijn geanalyseerd bevonden zich 54 vogels met een ring. De meeste daarvan waren Kuifeenden (42). Een overzicht van ringgegevens en terugmeldgegevens staat in Appendix 7.

Kuifeend

Bij de geringde Kuifeenden kan onderscheid worden gemaakt tussen vogels die gevangen zijn in de ruiperiode (augustus en september, zie hoofdstuk 6) en de winterperiode (oktober tot maart) en vogels die geringd zijn als broedvogel (mei, juni, juli) of als overwinteraar (oktober tot maart). Onder de in het IJsselmeer ruiende vogels (2.0% geringd) bevonden zich 6 mannetjes die in Zwitserland hadden overwinterd (0.5% van de gevangen vogels in de ruiperiode) en 10 mannetjes en een vrouwtje die een winter in Engeland hadden doorgebracht (1.0%) en een vrouwtje dat in de winter in Frankrijk was geringd. Daarnaast bevonden zich onder de ruiers vogels die als broedvogel (vrouwtjes) of als pul waren geringd in Tsjechië (1), Duitsland (1), Estland (1) en Engeland (1), dus afkomstig uit 'alle windstreken'. Na de rui trekt ogenschijnlijk tenminste een deel van de Kuifeenden naar het zuiden (Zwitserland/Frankrijk) en westen (Engeland). In de IJsselmeerse winterpopulatie (1.4% geringd) zijn broedvogels van Estland (2), Letland (4), Engeland (5) en Nederland (1) aangetroffen en vogels die tevens de winter spendeerden in Duitsland (1), Engeland (4, 0.3% van de als overwinteraar gevangen vogels) en Zwitserland (3, 0.2%). Het algemene beeld is dat vogels uit het noorden(?) en oosten, maar ook uit Engeland, naar het IJsselmeer komen om te ruien of te overwinteren en in de winter al of niet verder naar het zuiden en westen trekken. Behalve uit de grote aantallen Kuifeenden die gebruik maken van het IJsselmeer (Van Eerden & Zijlstra 1986) blijkt ook uit de wijde verspreiding aan de hand van ringgegevens het gebied voor een groot deel van de Europese populatie van belang. Voor een nauwkeuriger analyse zou de ring-inspanning in de verschillende gebieden moeten worden betrokken en het werkelijke aantal ruiende en overwinterende vogels.

Toppereend

Er werd slechts 1 geringde Toppereend (maart) gevonden die in november in Polen was geringd. Opmerkelijk weinig voor de meer dan 2000 gevangen vogels. Uit vroegere ringmeldingen is gebleken dat een deel van de vogels afkomstig is uit IJsland (Cramp & Simmons 1977). De broedgebieden strekken zich uit over Scandinavië en Noord-Rusland, waar hoogstwaarschijnlijk nauwelijks Toppereenden worden geringd. Gezien het grote aantal vogels dat in de midwinter in het IJsselmeer vertoeft (zeker 50% van de Europese populatie) mag verondersteld worden dat dat ook inderdaad de broedgebieden van de IJsselmeervogels zijn.

Tafeleend

Van de 6 in de winter gevonden geringde Tafeleenden waren er 3 afkomstig uit Letland (geringd als pul), een in januari in Zwitserland geringde vogel, een in maart in Engeland geringde en een in november in Denemarken geringde vogel. Blijkbaar is de IJsselmeer-groep voor een deel afkomstig uit

het Baltisch gebied en overwintert in Nederland of trekt door naar bijvoorbeeld Engeland of Zwitserland.

Brilduiker

Er werden 4 Brilduikers gevangen, 3 vrouwtjes in januari, die als broedvogel waren geringd in Finland (2) en Noorwegen (1), en een mannetje in maart, dat het jaar ervoor in Zweden als pul was geringd. Duidelijk is hier de Scandinavische oorsprong van tenminste een deel van de populatie overwinterende Brilduikers.

Meerkaet

Een Meerkoet tenslotte was geringd als broedvogel in de Westeinderplasen (Aalsmeer) en in december gevangen op het IJsselmeer.

4.2 Verspreiding van duikeenden over het IJsselmeergebied

De locaties van duikeendvangsten geven een indicatie van hoe duikeenden het IJsselmeergebied benutten in verschillende perioden van het jaar. Hoewel verschillen in visserij-activiteit een enigszins vertekend beeld zouden kunnen geven kunnen wel verschillende soorten worden vergeleken. Met name in de wintermaanden zijn vogels verspreid over het hele gebied gevangen (zie Figuur 3-7).

Kuifeend

In augustus en september concentreren de vangsten zich sterk in het oostelijk Markermeer ten zuiden van de Houtribdijk en langs de Oostvaardersdijk en tekent zich duidelijk het ruigebied af. Vanaf oktober zwermen de vogels uit over het Markermeer en IJsselmeer. In december en januari worden relatief veel vogels op het IJsselmeer gevangen, terwijl Kuifeenden in februari en maart zich concentreren op het Markermeer. Deze veranderingen in benutting van het IJsselmeer worden bevestigd door vliegtuigtellingen van rustende vogels. Opmerkelijk is dat veel vogels middenop het IJsselmeer en Markermeer worden gevangen (tijdens het nachtelijk fourageren), hoewel overdag de vogels voornamelijk langs de oevers worden waargenomen.

Toppereend

Toppereenden arriveren later dan Kuifeenden, maar benutten, zij het in gering aantal, dezelfde ruigebieden als Kuifeenden. In de wintermaanden worden Toppereenden veel meer in het IJsselmeer aangetroffen, met name in het noorden. De vangsten concentreren zich sterk rond het Enkhuizerzand ten oosten van Enkhuizen (vooral januari) en op het Markermeer ten zuiden van Enkhuizen (februari)(zie ook hoofdstuk 8). Ook tussen Oude Zeug, Den Oever en Stavoren (Gammels en Friesche Vlaak) werden veel vogels in januari en februari gevangen. In november werden vrij grote aantallen onder de Friese kust gevangen (56 in 1985).

Tafeleend

Ook voor Tafeleend geldt, hoewel het aantal vangsten gering is, dat aanvankelijk ruiers in het oostelijk Markermeer worden aangetroffen, gevolgd door een groter aantal vangsten op het IJsselmeer in de winter. De meest opmerkelijke vangsten waren een groep van 72 vogels voor de kust van de Noordoostpolder in oktober 1980 en groepen Tafeleenden ten noorden van Lelystad (Markermeer) in december en januari van de winter 1982/83 (zie ook hoofdstuk 6 en 8).

Brilduiker

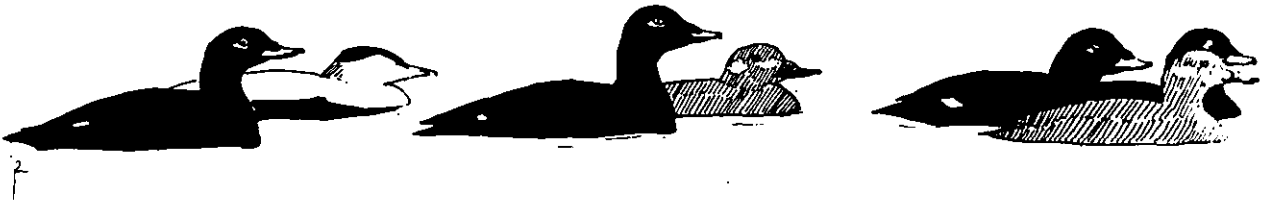
Brilduikers worden op een enkele uitzondering na pas vanaf november in het IJsselmeergebied geregistreerd. De vangsten zijn vooral geconcentreerd in het IJsselmeer, in het bijzonder voor de Friese kust rond het Vrouwenzand en het Enkhuizerzand in het zuidelijk IJsselmeer. Bovendien werden veel vogels gevangen in het noordelijk Markermeer nabij Enkhuizen.

Zeeëenden

De zeeëenden werden incidenteel in de wintermaanden gevangen en dan vooral in het IJsselmeer of noordoostelijk Markermeer.

Meerkoet

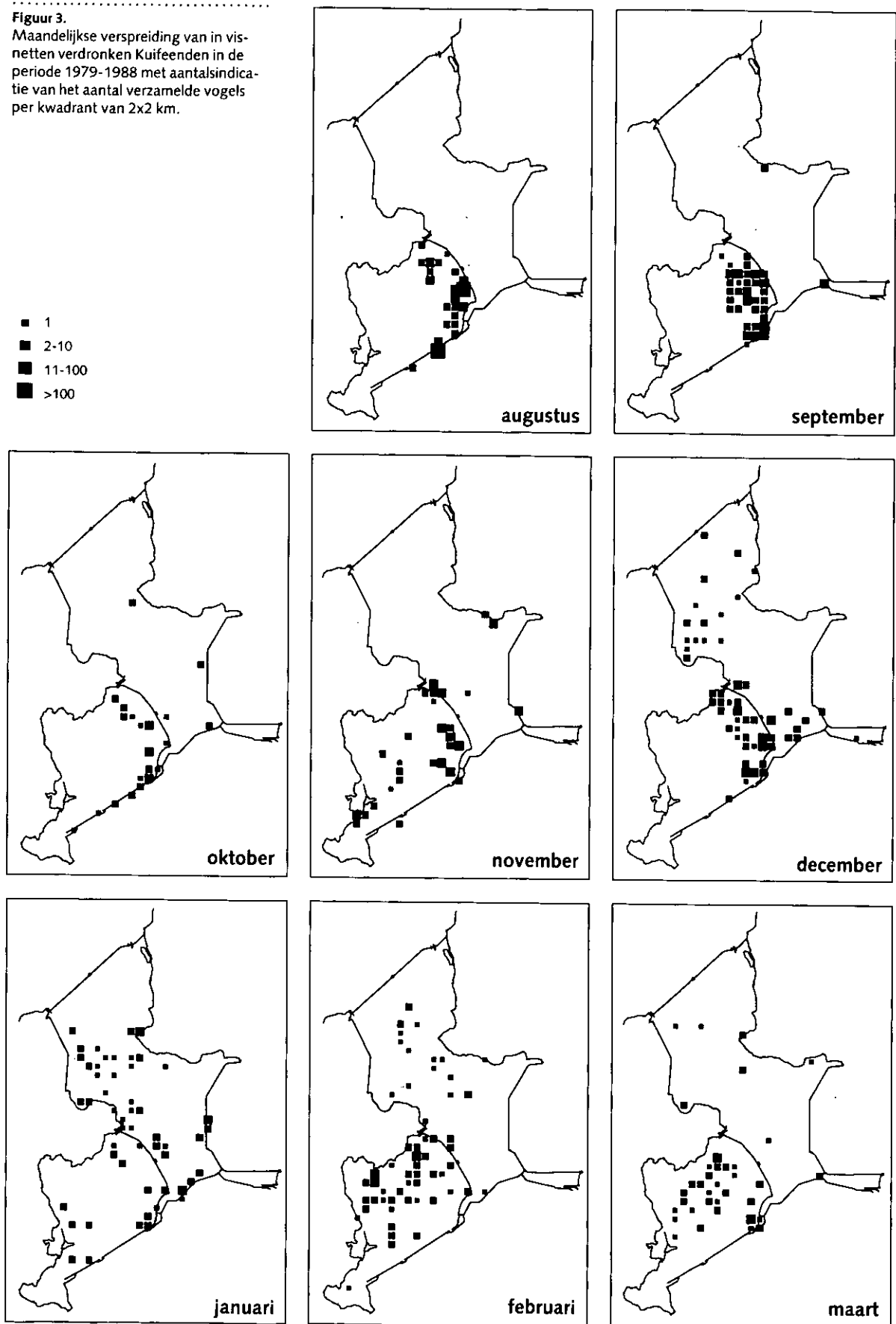
Meerkoeten werden in tegenstelling tot de duikeenden uitsluitend langs de kust gevangen, in het bijzonder bij Lelystad, de Flevocentrale en Enkhuizen.



Kuifeend

Figuur 3.

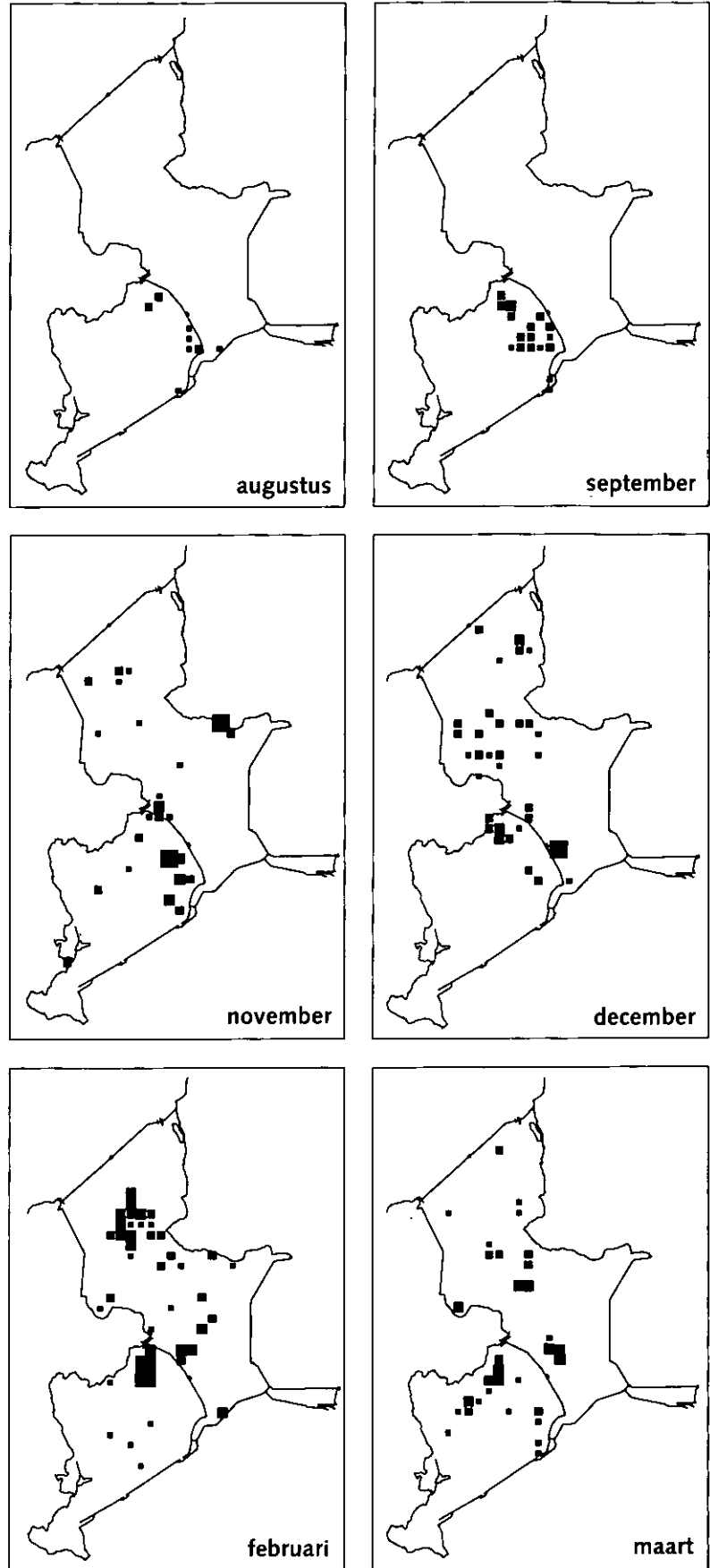
Maandelijks verspreiding van in visnetten verdrinken Kuifeenden in de periode 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km.



Toppereend

Figuur 4.
Maandelijke verspreiding van in vis-
netten verdronken Toppereenden in de
periode 1979-1988 met aantalsindica-
tie van het aantal verzamelde vogels
per kwadrant van 2x2 km.

- 1
- 2-10
- 11-100
- >100

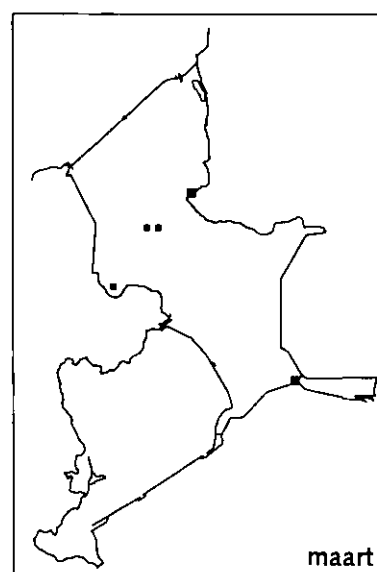
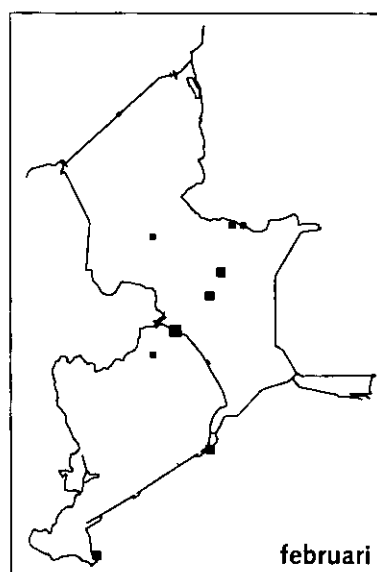
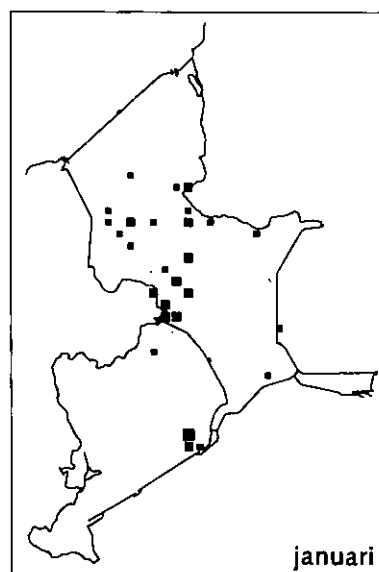
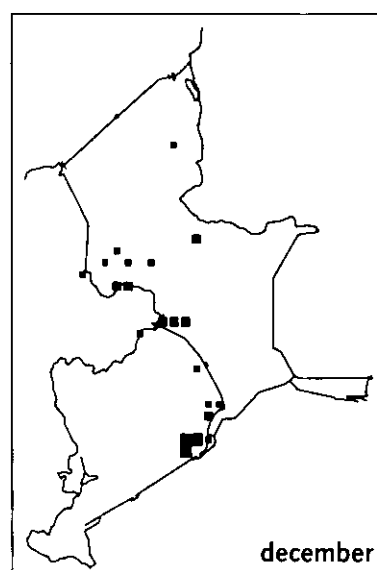
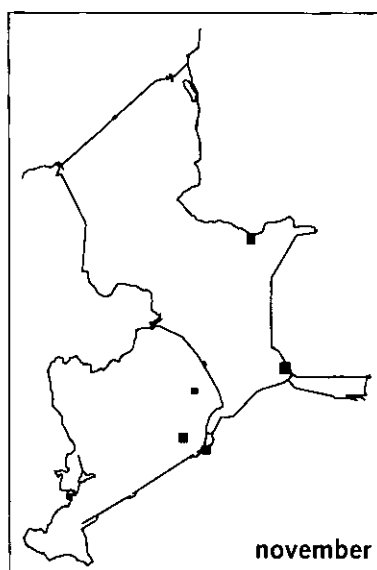
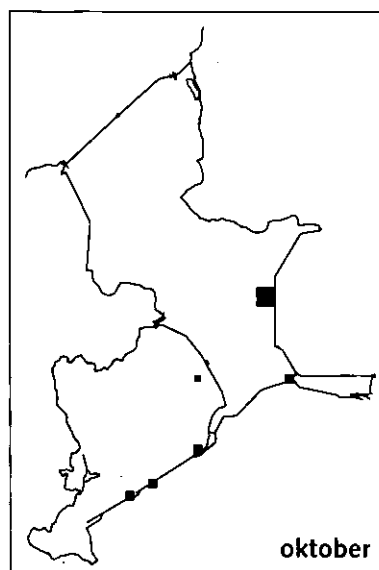
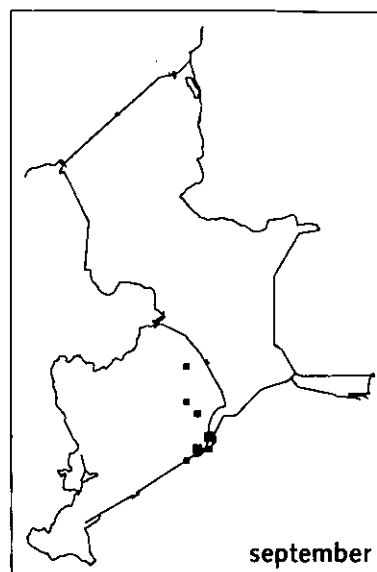
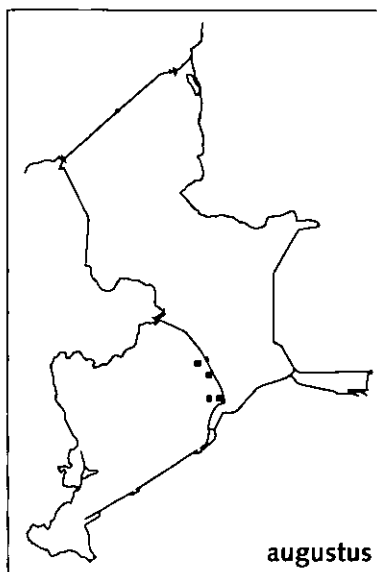


Tafeleend

Figuur 5.

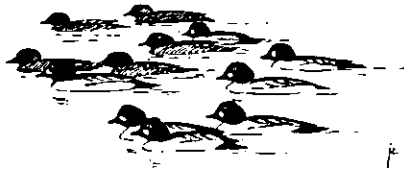
Maandelijks verspreiding van in visnetten verdronken Tafeleenden in de periode 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km.

- 1
- 2-10
- 11-100
- >100

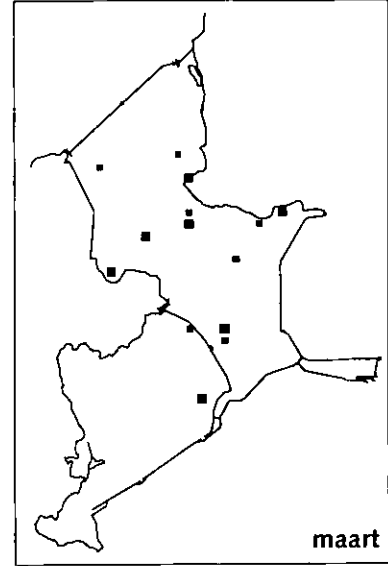
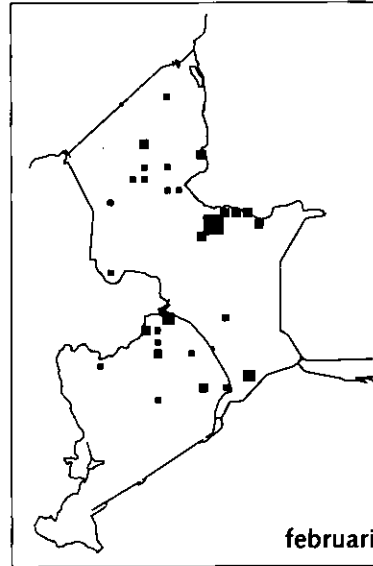
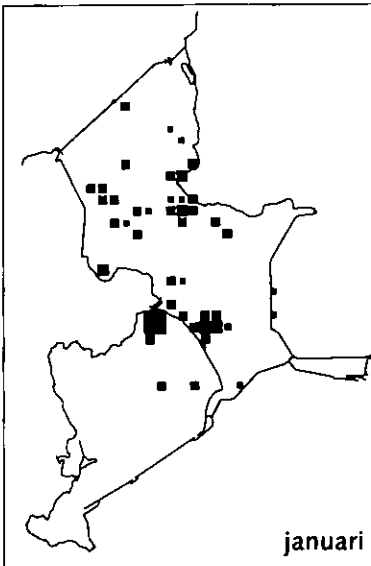
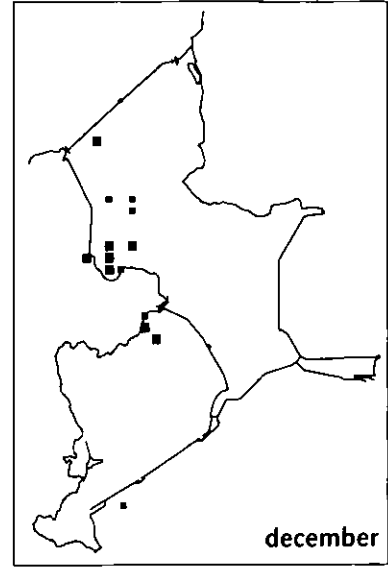
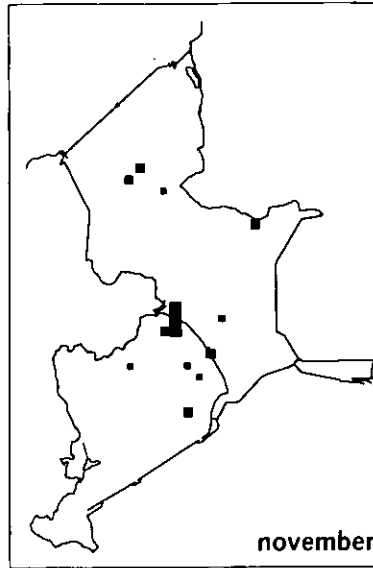


Brilduiker

Figuur 6.
Maandelijks verspreiding van in visnetten verdronken Brilduikers in de periode 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km.

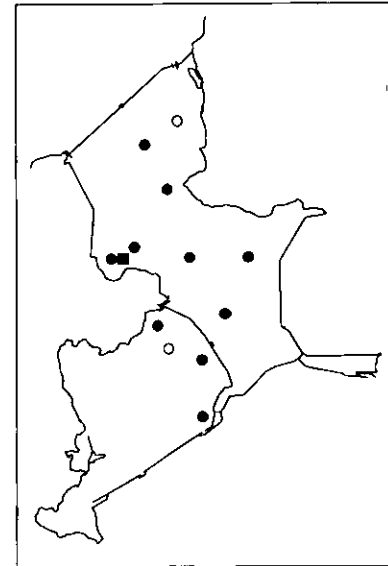
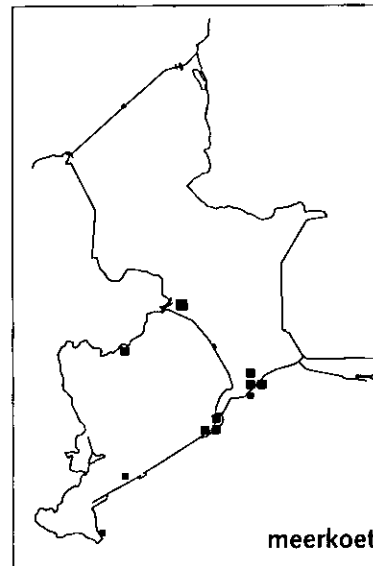


- 1
- 2-10
- 11-100
- >100



Figuur 7.
Verspreiding van in visnetten verdronken Meerkoeten in de winterperioden 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km (links) en de verspreiding van Eidereend (1), Zwarte Zeeëend (14) en Grote Zeeëend (2) in die periode (rechts).

- 1
- 2-10
- 11-100
- >100
- Eidereend
- Zwarte zeeëend
- Grote zeeëend



4.3 Populatiestructuur

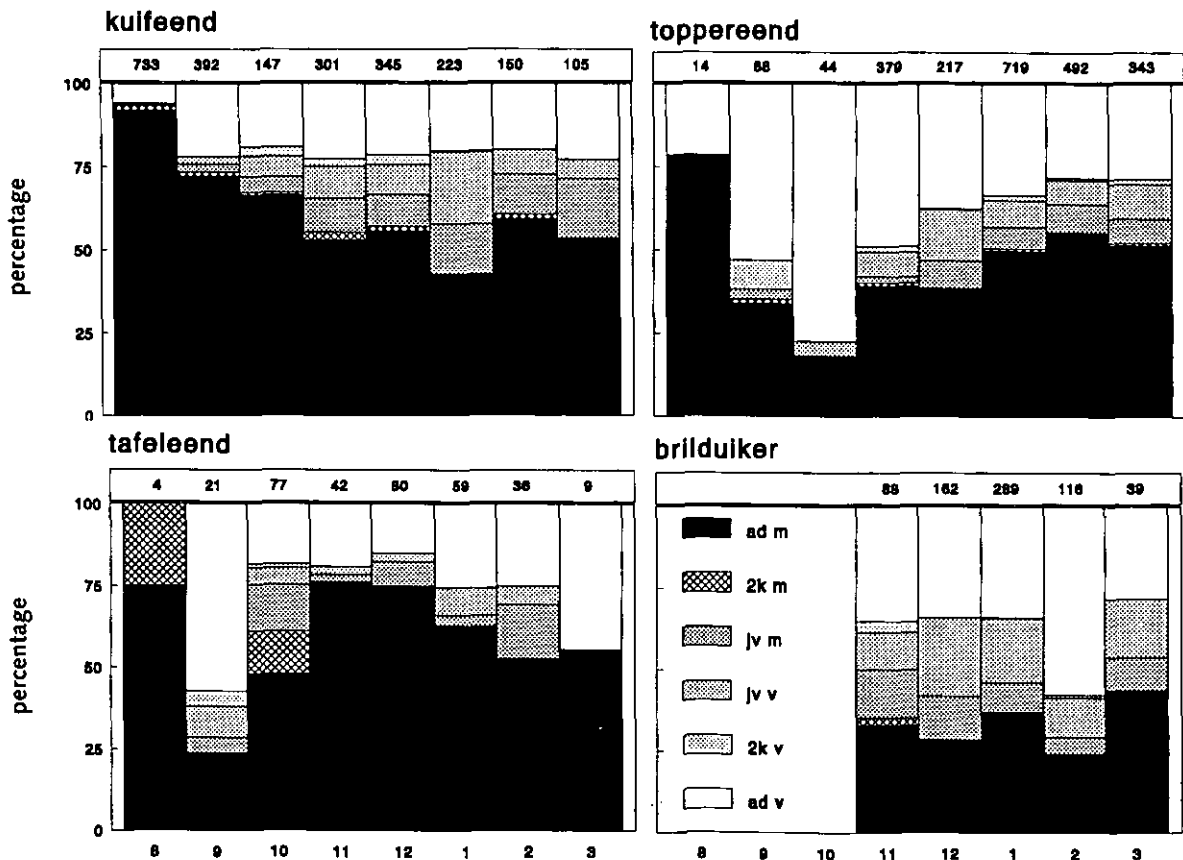
Het aantal vogels dat wordt gevangen geeft geen directe weerspiegeling van de werkelijke aantallen vogels die in een bepaalde periode of op een bepaalde locatie in het IJsselmeergebied zijn. Toch is aan de hand van de verhouding mannetjes en vrouwtjes en de fractie jonge vogels in de gevangen populatie te reconstrueren hoe deze groepen ten opzichte van elkaar het gebied benutten. In Figuur 8, 10, 11 en 12 zijn de percentages mannetjes en vrouwtjes per leeftijdscategorie weergegeven. De sexratio, meestal uitgedrukt als het percentage mannetjes in de populatie, is direkt uit de figuren af te lezen.

4.3.1 Fenologie

Kuifeend

Bij Kuifeenden zijn het voornamelijk de adulte mannetjes die komen ruien (94% in augustus). In de loop van de winter neemt het percentage mannen terug tot ongeveer 72% onder de adulte vogels, dus een duidelijk 'mannen-overschot'. De juveniele vogels verschijnen later en vormen vanaf november een aanzienlijk deel van de populatie. Onder juveniele vogels is het percentage mannen gedurende de winter gemiddeld 51%.

Figuur 8.
Veranderingen in geslachts- en leeftijds-
verhoudingen van duikeenden per
maand.
Het percentage mannen (zwart-donker
grijs) en adulte mannen (zwart) is direkt
afleesbaar. Het aantal vogels per maand
is boven de balkjes vermeld.



Toppereend

Na de rui-periode, waarin de mannelijke Toppereenden de overhand hebben, blijken vroeg in de winter meer vrouwtjes te zijn gevangen onder de adulte vogels (percentage mannen 47% in november en december) en later weer meer mannen (percentage mannen 65%). De late influx van mannetjes wijst erop dat mannetjes vroeg in de winter zich noordelijker (Oostzee, Durinck et al. 1994) ophouden dan de vrouwtjes en pas later afzakken naar het IJsselmeergebied. Net als bij Kuifeenden worden juveniele vogels pas vanaf november/december aangetroffen. Het percentage mannen onder de juvenielen is 42%.

Tafeleend

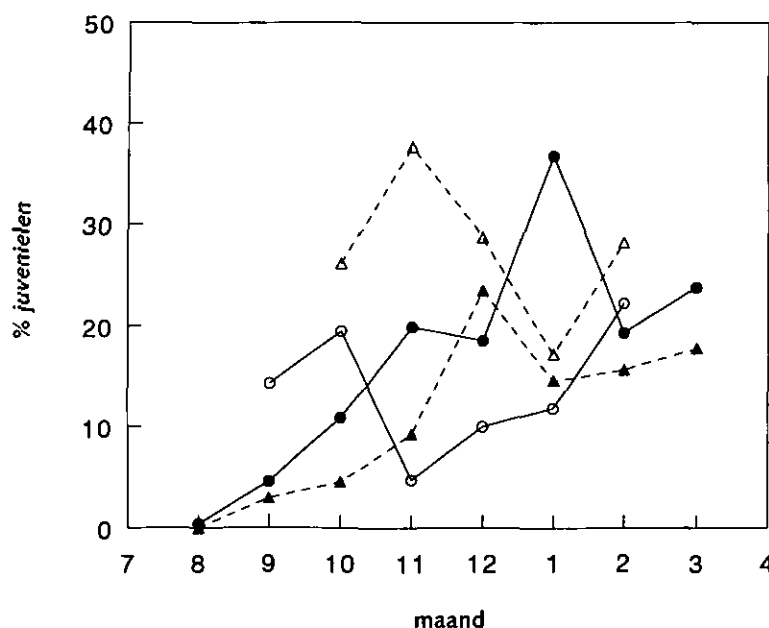
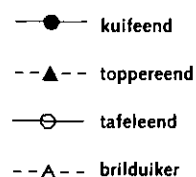
Ook bij Tafeleenden is sprake van een mannen-overschot onder de adulten gedurende de hele periode, waarbij het mannen-percentage vanaf september toeneemt tot ca. 75% vroeg in de winter en dan geleidelijk aan weer afneemt tot 68% in februari/maart. Dit suggereert dat vrouwtjes (en juveniele vogels) zuidelijker dan het IJsselmeergebied overwinteren en dat ze in het najaar en vroege voorjaar doortrekken, terwijl in de midwinter juist de adulte mannen in het gebied verblijven. Bij midwintertellingen van Tafeleenden in Europa bleek dat mannetjes inderdaad noordelijker in Europa overwinteren dan de vrouwtjes die het meest algemeen zijn rond de Middellandse Zee (Carbone 1991). Onder juvenielen werden ca. 60% mannen aangetroffen, maar de steekproef is gering (43 vogels).

Brilduiker

Bij Brilduikers daarentegen zijn in de winter wat meer vrouwtjes aanwezig (percentage mannen gemiddeld 46%). Bij de juvenielen is dat nog sterker met slechts 36% mannen. Evenals bij Toppereenden ligt in de Oostzee een belangrijk overwinteringsgebied, met name voor de grotere mannetjes (Durinck et al. 1994).

Voor alle soorten geldt dat het percentage vogels, dat herkenbaar is als tweede winter vogels (enkele juveniele veren nog niet geruid, met name bij de onderstaart) gering is, hooguit enkele procenten. Vermoedelijk is een aanzienlijk deel van de tweede winter vogels niet meer als zodanig herkenbaar. In de loop van de winter neemt het percentage af tot 0 rond januari.

Figuur 9.
Verloop in maandelijks gemiddelde percentage juvenielen in de gevangen populaties duikeenden.



Juveniele vogels ontbreken vroeg in de ruiperiode en vanaf september neemt het percentage juvenielen geleidelijk aan toe tot meer dan 20% en later in de winter weer iets af (Figuur 9). Deze afname zou verband kunnen houden met een grotere sterfte van juveniele vogels ten opzichte van de adulte in de loop van de winter. De lichte toename van het aandeel juvenielen in februari/maart is vermoedelijk het gevolg van de vroegere wegtrek van adulte vogels in de richting van de broedgebieden. Bij Tafeleend is het percentage juvenielen juist het laagst in de midwinter, hetgeen de doortrek van juvenielen naar en van zuidlijker overwinteringsgebieden weerspiegelt. Over de geslachtsverhoudingen bij duikeenden is weinig bekend.

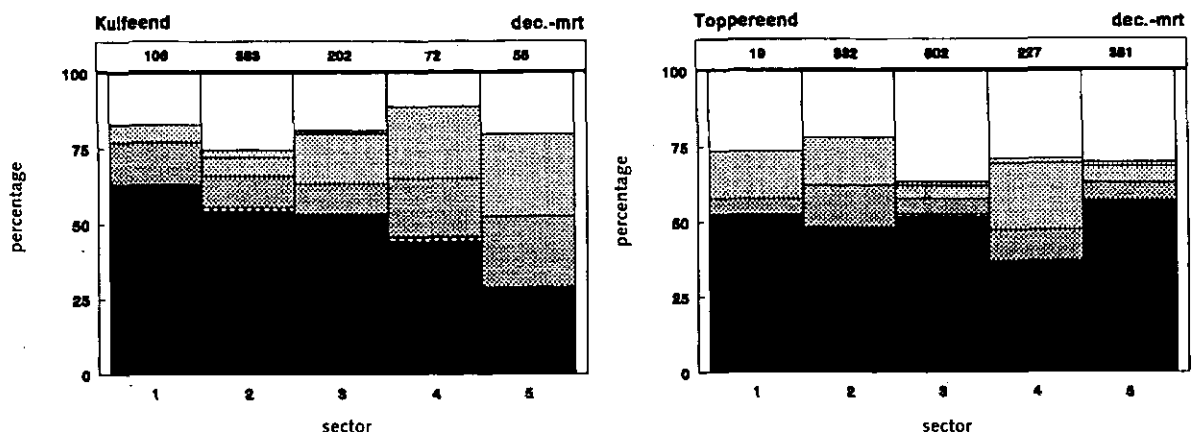
In de nazomer ruien de mannetjes gewoonlijk in grote concentraties buiten het broedgebied (zoals in het geval van Kuifeenden op het IJsselmeer), terwijl de vrouwtjes in de broedgebieden blijven bij de opgroeiende jongen en daar ook ruien. Het aandeel vrouwtjes en juvenielen neemt ook inderdaad toe in de loop van de herfst. Het overschot aan mannetjes gedurende de winter kan zowel te maken hebben met verschillen in overwinteringsgebied tussen mannen en vrouwen (zoals bij Toppereend en Tafeleend het geval lijkt) als een werkelijk groter aantal mannen in de populatie. Zeker gezien de op Europese schaal enorme aantallen Toppereenden en Kuifeenden die in de winter in het IJsselmeer verblijven is dit een reële mogelijkheid.

Mannetjes lijken een competitief voordeel te hebben boven vrouwtjes en juvenielen om de beste voedselbronnen te benutten (o.a. Choudhury & Black 1991, Duncan & Marquiss 1993) en zouden daardoor een hogere overlevingskans kunnen hebben. Het is echter ook mogelijk dat er deels sprake is van een artefact: de visserij-activiteit concentreert zich in de winter op grotere diepte, daar waar in potentie de dieper duikende mannetjes (bijvoorbeeld Willi 1970) een grotere kans hebben gevangen te worden (zie 4.3.3).

4.3.2 Verspreiding over het IJsselmeergebied

Voor Kuifeenden en Toppereenden is in de periode december tot maart, wanneer weinig veranderingen zijn waar te nemen in de populatie-samenstelling (Fig. 8, 4.3.1), de populatie-structuur per sector weergegeven in Figuur 10.

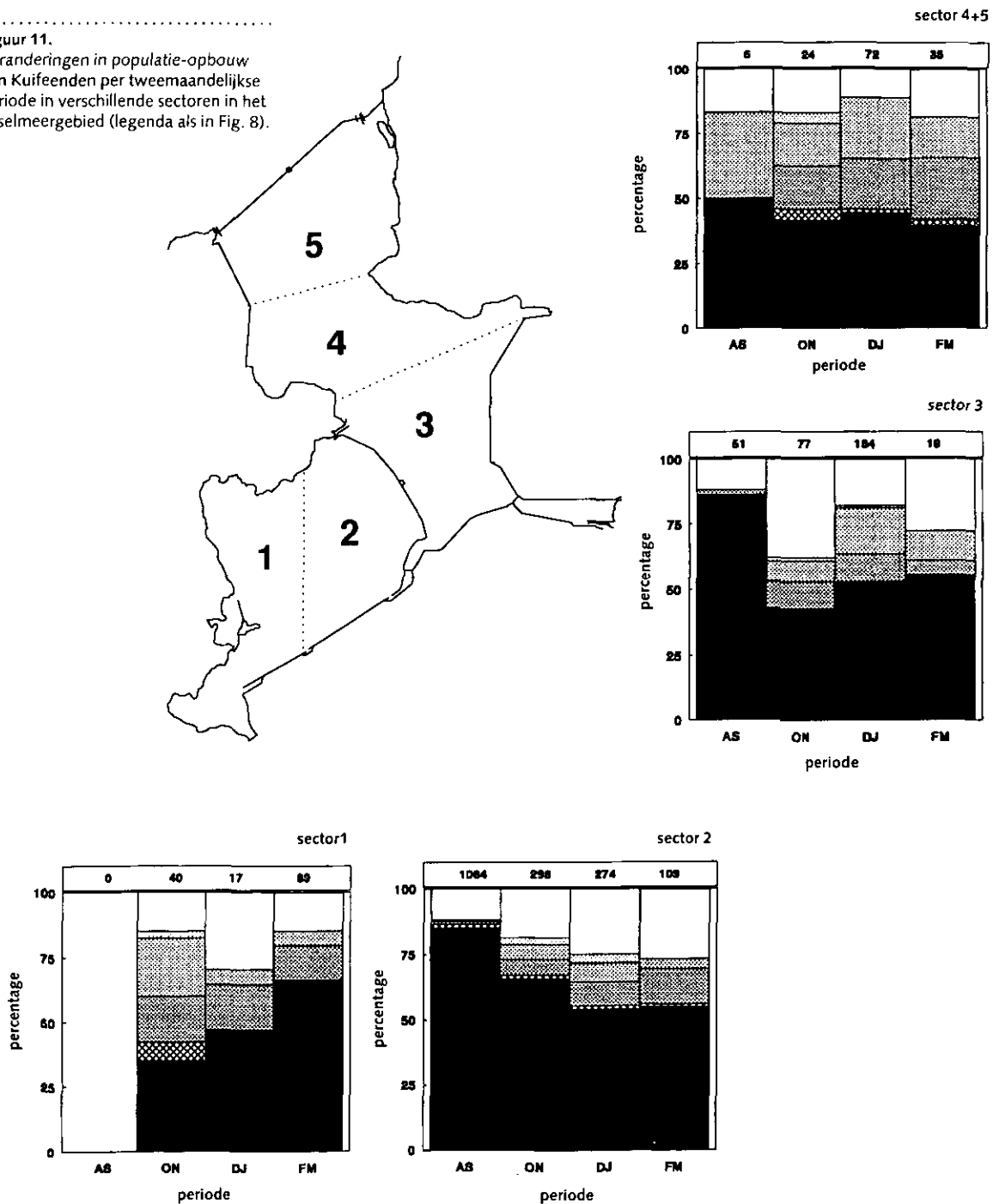
Figuur 10.
Geslachts- en leeftijdsverhoudingen
van Kuifeend en Toppereend per sector
in de winterperiode (december-
maart) (legenda als in Fig. 8).



Het percentage juveniele Kuifeenden is in het IJsselmeer hoger dan in het Markermeer en neemt sterk toe naar het noorden, waar relatief weinig adulte mannen zijn gevangen. Bij Toppereenden is een dergelijke trend niet waarneembaar. In sector 3 en 5 is het percentage juvenielen laag, terwijl er juist veel vogels worden gevangen en het vermoeden is dat hier de voor Toppereend beste voedselplekken liggen (Driehoeksmosselbanken, zie hoofdstuk 8).

Voor Kuifeenden is de populatie-opbouw ook uitgesplitst naar periode en sector in Figuur 11. In het westelijk Markermeer (sector 1) worden in het najaar vrij veel jonge vogels waargenomen. In het voorjaar neemt met

Figuur 11.
Veranderingen in populatie-opbouw van Kuifeenden per tweemaandelijks periode in verschillende sectoren in het IJsselmeergebied (legenda als in Fig. 8).

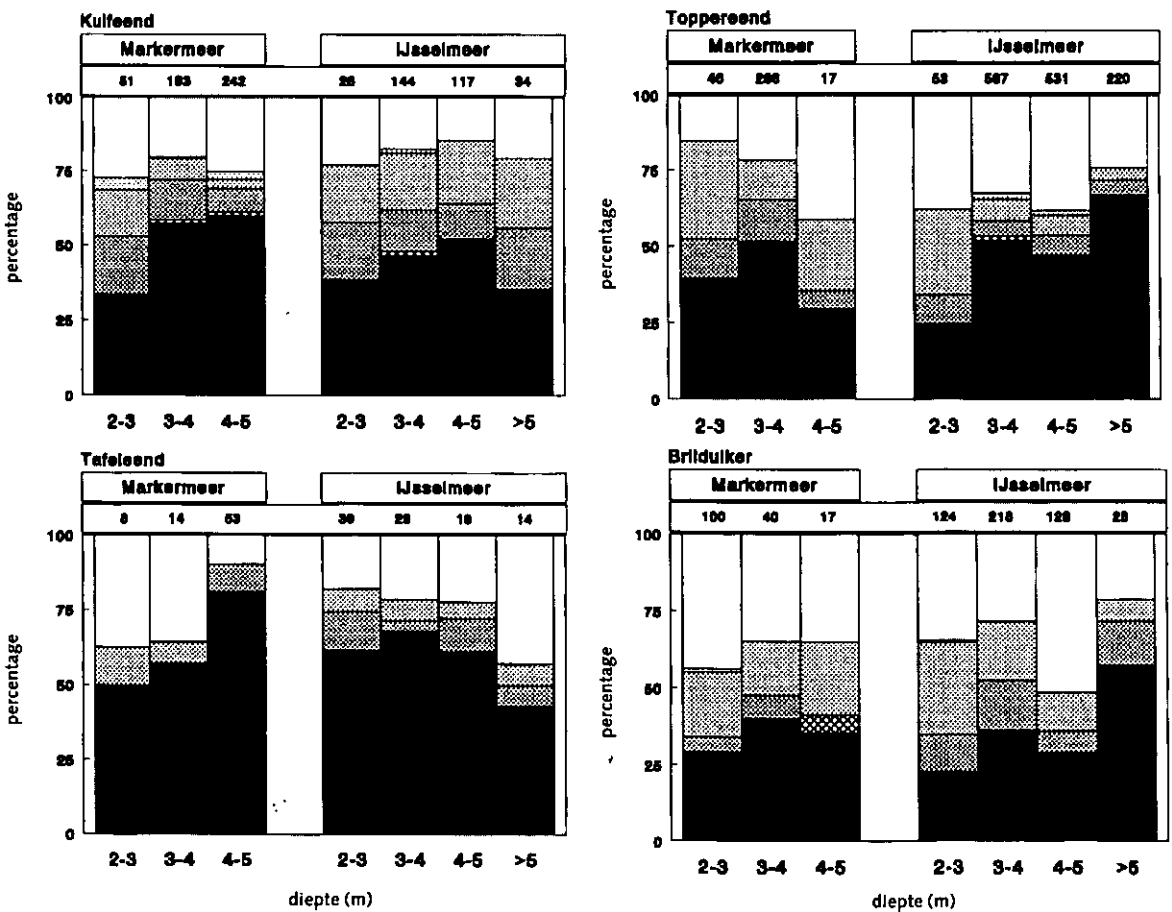


name het percentage adulte mannen toe. In het oostelijk deel verblijven vooral de adulte mannen in de ruiperiode. In de loop van het najaar neemt het aandeel vrouwtjes en juvenielen toe. In het Markermeer worden in februari en maart veel meer juveniele mannetjes dan juveniele vrouwtjes gevonden. In het zuidelijk IJsselmeer (sector 3) daarentegen zijn in de winter relatief meer vrouwtjes onder de juveniele vogels. In het noordelijk deel van het IJsselmeer (sector 4 en 5) wordt een opvallend hoog percentage juveniele vogels aangetroffen over de hele winter. Het percentage adulte vrouwtjes is in de meeste sectoren laag.

4.3.3 Diepte

Voor bodemfauna-eters die een groot aantal duiken naar een bepaalde diepte moeten maken om in de voedselbehoefte te voorzien, hangt de benutting van voedselbronnen waarschijnlijk af van de relatieve inspanning die geleverd moet worden om een bepaalde diepte te bereiken. Het duikvermogen en de fourageerervaring spelen daarbij een rol. In Figuur 12 is de populatie-structuur weergegeven per diepteklasse voor het Markermeer en IJsselmeer in de winterperiode (december tot maart).

Figuur 12.
Populatie-structuur van duikeenden
gevangen per diepteklasse in het
Markermeer en IJsselmeer in de periode
december-maart (legenda als in Fig. 8).



Kuifeend

In het Markermeer duiken de juveniele vogels meer op de ondiep plekken, en zijn het vooral de adulte mannen die de diepste delen benutten. Ook in het IJsselmeer zijn het vooral de mannetjes die de diepere delen bezoeken, terwijl de adulte vrouwtjes meer op de ondiepten worden gevangen. Dieper dan 5 m is hoogstwaarschijnlijk nauwelijks interessant voor Kuifeenden, hoewel Kuifeenden tot op een diepte van meer dan 8 m zijn gevangen.

Toppereend

In het Markermeer duiken de adulte vogels gemiddeld dieper dan de juvenielen. Dit geldt ook voor het IJsselmeer, waar vooral adulte mannen op de diepste delen worden gevangen.

Tafeleend

Adulte mannen worden gemiddeld op grotere diepte gevangen dan de adulte vrouwen. In het IJsselmeer is dat minder duidelijk. Dieper dan 4 m zijn nauwelijks Tafeleenden gevangen, maar een relatief groter deel vrouwtjes.

Brilduiker

Ook voor Brilduikers geldt dat de adulte mannen relatief meer op de diepere delen zijn gevangen. In het IJsselmeer zijn het vooral de juveniele vrouwtjes die op ondiepe locaties zijn gevangen en nauwelijks op grotere diepte, hoewel in het Markermeer het aandeel juveniele vrouwtjes relatief hoog is.

In het algemeen worden dus de (grotere, zie hoofdstuk 5) volwassen vogels, in het bijzonder de (grotere) mannetjes, op grotere diepte gevangen dan de juveniele vogels. Dit komt overeen met veldwaarnemingen (Draulans & De Bont 1980, Willi 1970), dat mannetjes grotere diepten prefereren dan 'vrouwtjes' (in het veld zijn adulte vrouwtjes en juveniele vogels doorgaans niet te onderscheiden). Voor Driehoeksmossels geldt dat de dichtheid mossels toeneemt met de diepte tot ca. 4 of 5 m, en daarna weer afneemt. Er zijn echter aanwijzingen dat op grotere diepte de voedselsituatie ongunstig is omdat de conditie van de mossels sterk afneemt (o.a. Van der Brugge 1994). Bij Kuifeenden en Tafeleenden (IJsselmeer) en Topper-eenden (Markermeer) werden op diepten van meer dan 4 of 5 m weer relatief minder mannetjes gevangen. Dit zou een reden kunnen zijn dat mannetjes door hun vermoedelijke competitieve voordeel deze gebieden liever mijden, terwijl vrouwtjes en jonge vogels zich wellicht min of meer genoodzaakt zien deze marginale habitats te benutten.

In het IJsselmeer werd het gros van de Kuifeenden en Toppereenden gevangen op een diepte tussen 3 en 5 m, Kuifeenden gemiddeld iets ondieper dan Toppers (zie aantal vogels per dieptecategorie in figuur 12 voor een diepteverdeling van de vangsten). Tafeleenden werden meer tussen 2 en 4 m gevangen en Brilduikers vooral tussen 3 en 4 m. Het vermoeden is dat deze 'voorkeursdiepten' groter zijn dan de werkelijk geprefereerd duikdiepten, gezien de waarschijnlijk hogere vangkansen op diepere delen als gevolg van de hogere visserij-intensiteit.

5 Biometrie

5.1 Beschrijving structurele grootte

De soorten duikeenden verschillen in hun structurele bouw. Deze verschillen in bouwplan houden waarschijnlijk verband met verschillen in levenswijze. In dit hoofdstuk worden eerst de verschillen besproken en in hoofdstuk 9 de relaties tussen bouw en dieet. De gemiddelde lengtes van snavel, borstbeen en vleugel staan samengevat in Tabel 3. De vleugellengtes werden alleen binnen de periode van november tot maart beschreven om effecten van groeiende slagpennen in de ruiperiode uit te sluiten (zie 6.1). Om effecten van systematische meetfouten te reduceren zijn alleen metingen van M.R. van Eerden geanalyseerd. Met behulp van variantie en covariantie-analyses zijn verschillen tussen soorten, geslachten en leeftijden geanalyseerd (SPSS, procedure MANOVA).

Voor alle biometrische kenmerken werden significante verschillen gevonden (Student's t-toets, $P < 0.05$) tussen de soorten en binnen de soorten tussen de geslachten, waarbij in alle gevallen mannetjes groter blijken te zijn dan vrouwtjes (In het geval van de snavelhoogte bij Tafeleenden is het verschil tussen de sexen niet significant). Leeftijdverschillen binnen de sexen van een soort zijn voor de meeste kenmerken gering en niet significant (juvenielen iets kleiner dan adulte vogels). De vleugellengtes van adulte vogels zijn voor de meeste groepen wel significant groter. Bij brilduikers zijn de verschillen tussen jonge en oude vogels groter dan bij de andere duikeenden, waardoor een soort vierdeling ontstaat: adulte $\sigma \sigma >$ juveniele $\sigma \sigma >$ adulte $\varphi \varphi >$ juveniele $\varphi \varphi$. Bij de andere eenden is een vergelijkbare trend aanwezig.

Kuifeenden zijn duidelijk de kleinste duikeenden. Tafeleenden zijn een fractie kleiner dan Toppereenden; dit geldt echter niet voor de snavelmaten. Opmerkelijk zijn de lange snavel van Tafeleenden. Een index voor de snavelvorm (kort en dik tegenover lang en smal) is de snavelhoogte gedeeld door de snavel lengte. Tafeleenden hebben een hoogte/lengte-ratio van 0.370 en 0.360 ($\sigma \sigma$ en $\varphi \varphi$ resp.), bij Kuifeenden is dat 0.378 en 0.376, en bij Toppereenden 0.407 en 0.405. Toppereenden hebben dus relatief korte, hoge snavel en Tafeleenden lange en smalle (ook puntiger) snavel. Vrouwtjes lijken ook ietwat langwerpiger snavel te hebben dan mannetjes. Brilduikers hebben verhoudingsgewijs zeer korte, hoge snavel, met een ratio van 0.582, 0.558, 0.548 en 0.530 voor adulte en juveniele $\sigma \sigma$ en $\varphi \varphi$, respectievelijk.

In een aantal gevallen konden vogels op grond van hun verenkleed herkend worden als vogels die hun tweede winter doorbrengen in het IJsselmeergebied. Het aantal gemeten vogels lag per categorie (soort en geslacht) tussen 0 en 6, te weinig om een directe vergelijking aan te gaan met de andere leeftijdscategorieën. In enkele gevallen waren de gemiddelde getallen echter nog lager dan die van de juveniele vogels. Dit wijst er op dat het juist de kleinere, mogelijk zwakkere, vogels zijn geweest die in hun tweede winter nog niet in staat zijn geweest alle veren van het juveniel kleed te wisselen voor adulte. Het feit dat het percentage tweede winter vogels bijzonder laag is (zie 4.3), ondersteunt het vermoeden dat vogels in hun tweede winter gewoonlijk niet meer als zodanig aan hun verenkleed herkenbaar zijn.

Tabel 3.

Biometrie van duikeenden in IJsselmeer en Markermeer per geslacht en leeftijdscategorie.

Gegeven zijn gemiddelden en standaarddeviaties. Significante verschillen tussen leeftijdsgroepen zijn aangegeven met *. Van vleugellengte zijn de gemiddelden en standaarddeviatie van de periode november-maart genomen.

soort	sex	lft	n ¹	snavelengte	snavelhoogte	borstbeen	vleugel
Tafeleend	M	AD	58,49,39	47.33	17.49	89.45	223.6
				(1.99)	(1.92)	(2.73)	(4.8)
		JV	8,7,19	47.80	16.38	89.00	218.7
				(1.70)	(0.92)	(2.16)	(3.2)
	V	AD	22,19,42	46.09	16.59	86.89	219.3*
				(1.77)	(1.50)	(2.49)	(2.7)
		JV	7,7,35	45.90	17.00	86.43	213.0*
				(2.06)	(2.31)	(2.15)	(8.2)
Kuifeend	M	AD	411,358,134	40.09	15.16	85.27	212.5*
				(1.38)	(0.71)	(2.39)	(4.1)
		JV	58,43,51	40.22	15.14	85.42	201.0*
				(1.94)	(0.89)	(2.26)	(4.4)
	V	AD	151,130,87	39.19	14.73	82.29	205.6
				(1.69)	(0.61)	(2.31)	(3.7)
		JV	52,47,43	39.62	14.89	82.34	204.7
				(1.90)	(1.07)	(2.50)	(4.6)
Toppereend	M	AD	243,183,233	44.02	17.92*	92.30	233.2*
				(1.60)	(0.78)	(2.71)	(6.4)
		JV	49,21,47	43.88	17.61*	91.81	229.4*
				(1.60)	(0.76)	(2.71)	(4.2)
	V	AD	242,201,214	43.03	17.41	88.49	224.7*
				(2.31)	(0.76)	(2.64)	(5.1)
		JV	78,41,76	42.56	17.26	88.78	221.8*
				(2.57)	(0.90)	(2.63)	(4.3)
Brilduiker	M	AD	39,30,39	33.35	19.41*	100.43*	231.4*
				(2.02)	(1.02)	(2.84)	(4.9)
		JV	20,16,19	32.96	18.40*	94.94*	218.4*
				(2.27)	(1.50)	(4.68)	(7.9)
	V	AD	42,28,42	30.44	16.67	86.25	210.6*
				(1.68)	(0.87)	(2.27)	(6.0)
		JV	34,24,35	30.89	16.37	85.88	203.0*
				(2.84)	(1.00)	(2.59)	(6.0)

1) respectievelijk, het aantal gemeten snavels, borstbenen, en vleugels.

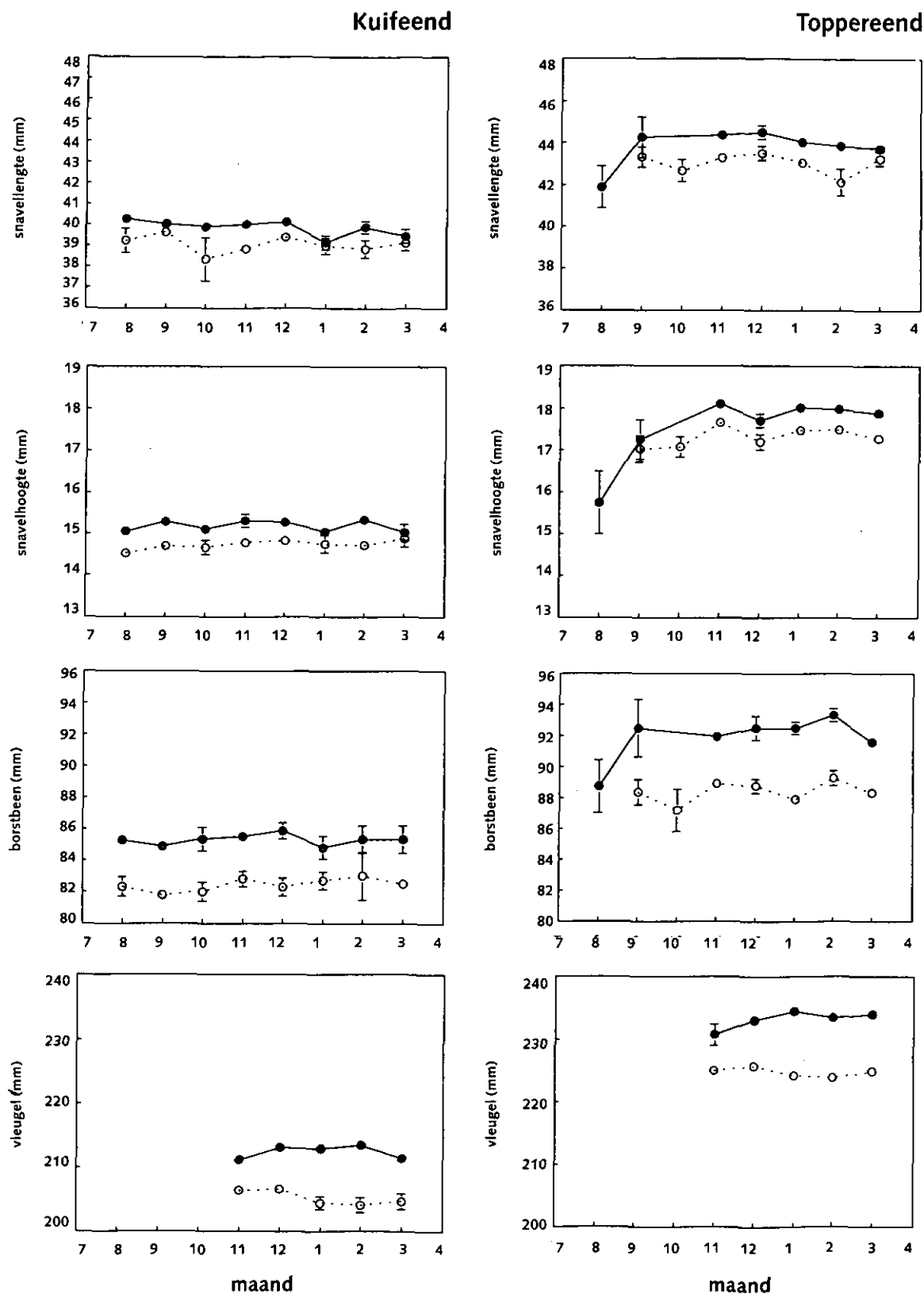
5.2 Seizoensvariatie in biometrie

Met behulp van een covariantie-analyse werden effecten van veranderingen in de loop van de winter meegenomen in de analyses door dagnummers t.o.v. 1 januari (en het kwadraat daarvan) als covariaten in het model op te nemen (dagnummer en het kwadraat van dagnummer kunnen eventuele verschillen in biometrie tussen midwinter (grootste aantallen duikeenden) en najaar en late winter aan het licht brengen).

Bij Toppereenden werd gevonden dat snavelmaten en borstbeenlengte in de midwinter significant groter waren dan eerder en later in het winterseizoen (significant negatief effect van het kwadraat van dagnummer; factoren van -0.00006, -0.00007, en -0.00011 voor snavelengte, -hoogte en borstbeen, resp.). Voor Kuifeenden daarentegen bleken juist de vleugellengtes (na 1 november) significant groter rond de jaarwisseling dan eerder en later (factor -0.00036 van kwadraat van dagnummer). (N.B. zowel bij Topper als Kuifeend werd geen effect van dagnummer gevonden, zodat de pieken zich bevinden rond de jaarwisseling). Hoewel deze effecten gering zijn ten opzichte van de totale variatie, suggereren de resultaten van deze analyses dat er in de midwinter gemiddeld (ook) grotere eenden aanwezig zijn in het IJsselmeergebied dan in het voorjaar en najaar. Ter illustratie zijn de gemiddelden (met standaardfouten) van alle biometrische kenmerken voor adulte ♂♂ en ♀♀ gepresenteerd in Figuur 13. De verschillen lijken vooral het gevolg van de kleinere vogels in de ruiperiode (augustus en september). Dit roept de vraag op of de vogels die in het IJsselmeergebied

Figuur 13.

Verloop van maandelijks gemiddelde (met standaardfout) snavel lengte, snavelhoogte, borstbeenlengte en vleugellengte van adulte Kuifeenden en Toppereenden (zwart ♂♂, wit ♀♀).



ruien uit een andere populatie komen als de vogels die in het gebied overwinteren (zie voor Kuifeend het hoofdstuk over ringgegevens), of dat het juist de kleinere vogels uit dezelfde populatie zijn die hier komen ruien. Een reden hiervoor zou kunnen zijn dat bijvoorbeeld kleinere vogels minder succesvolle broedvogels zijn en daardoor minder gebonden zijn aan de broedgebieden en dus juist in de ruiperiode in het IJsselmeer worden aangetroffen.

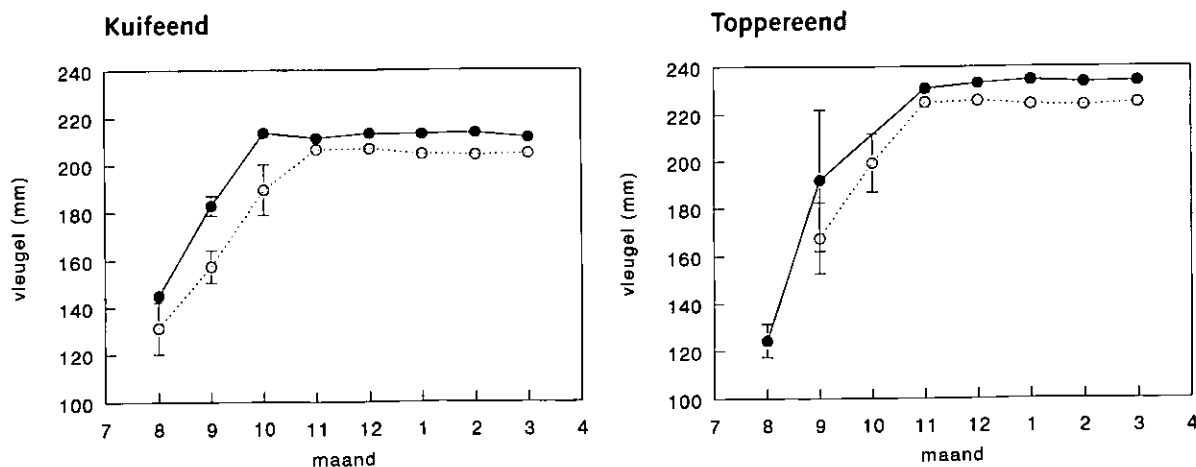
6 Rui

6.1 Vleugelrui

Het meest ingrijpende deel van de rui is de vleugelrui. Alle slagpennen vallen tegelijk uit waardoor de vogels hun vliegvermogen tijdelijk verliezen. Pas als de slagpennen bijna volgroeid zijn herwinnen ze de mogelijkheid zich weer vliegend te verplaatsen. Gedurende de groeiperiode van de slagpennen (circa 1 maand, gemeten bij Kuifeenden in gevangenschap; De Leeuw, ongepubl.) zijn de eenden gebonden aan een bepaalde locatie en kunnen ze zich uitsluitend zwemmend verplaatsen tussen rust- en fourageergebieden. In hoofdstuk 4.2 bleek al dat het oostelijk Markermeer het rui gebied bij uitstek is en dat vooral mannelijke Kuifeenden in het gebied komen ruien. In hoofdstuk 8.2 wordt nader ingegaan op voedselaspecten tijdens en na de rui. In dit hoofdstuk wordt vooral de periode van rui beschreven.

Als maat voor de groei van de slagpennen is de gemiddelde vleugellengte per maand uitgezet voor adulte Kuifeenden en Toppereenden (Figuur 14). In augustus is de gemiddelde vleugellengte het laagst (een vleugel met juist uitgevallen slagpennen meet ongeveer 80 mm). Ook in september heeft een groot deel van de vogels onvolgroeide slagpennen. Vanaf oktober is bij de meeste vogels de vleugelrui voltooid, al zijn er nog tot november niet vliegvlugge vogels gevangen (zie ook Figuur 31). Vrouwtjes ruien gemiddeld wat later dan de mannetjes. De (late) vrouwtjes die in het IJsselmeer ruien zijn waarschijnlijk vogels waarvan het broedsel mislukt is zodat ze niet de vleugelrui doormaken bij hun kroost (N.B. Onder de geringde vogels uit de rui populatie waren verschillende vrouwtjes die in voorgaande jaren als broedvogel waren geringd).

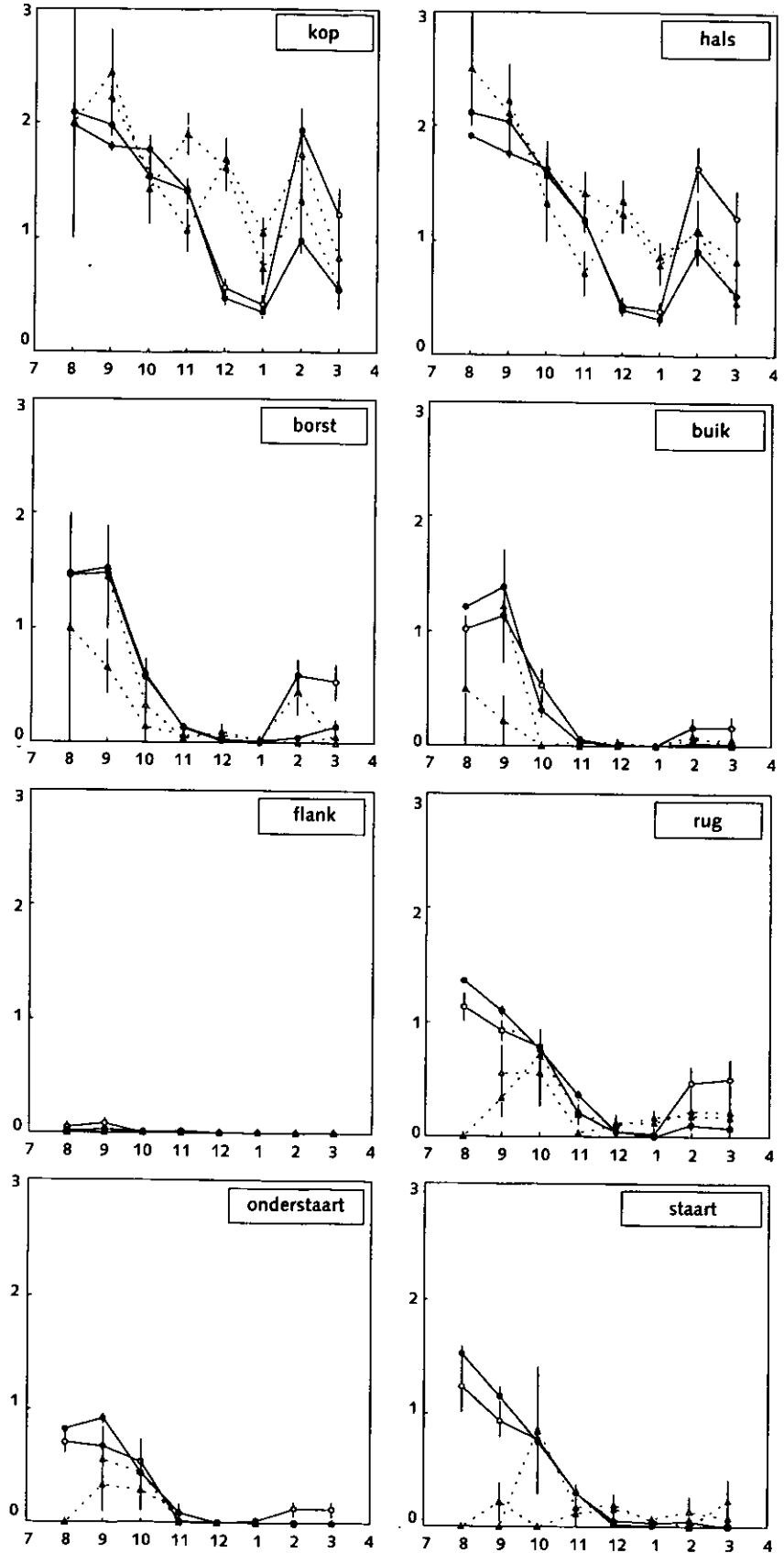
Figuur 14.
Verloop van maandelijks gemiddelde (met standaardfout) van vleugellengte van adulte Kuifeenden en Toppereenden (zwart ♂♂, wit ♀♀).



Kuifeend

Figuur 15.

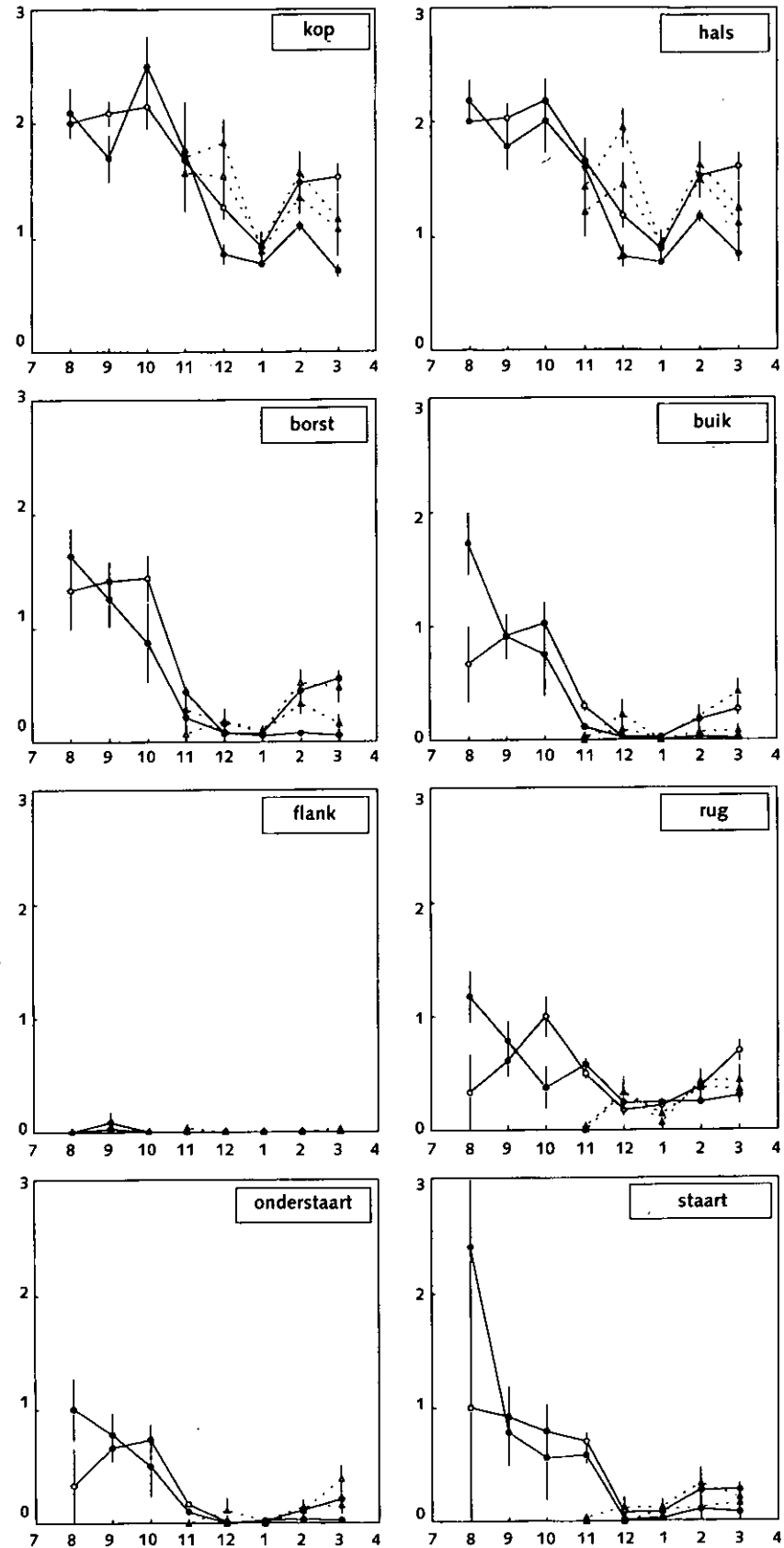
Verloop van maandelijks gemiddelde ruiscore (met standaardfout) per lichaamsveld bij Kuifeenden. Voor de staart is het gemiddeld aantal groeiende pennen weergegeven (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stip-
pellijnen juveniele vogels).



Toppereend

Figuur 16.

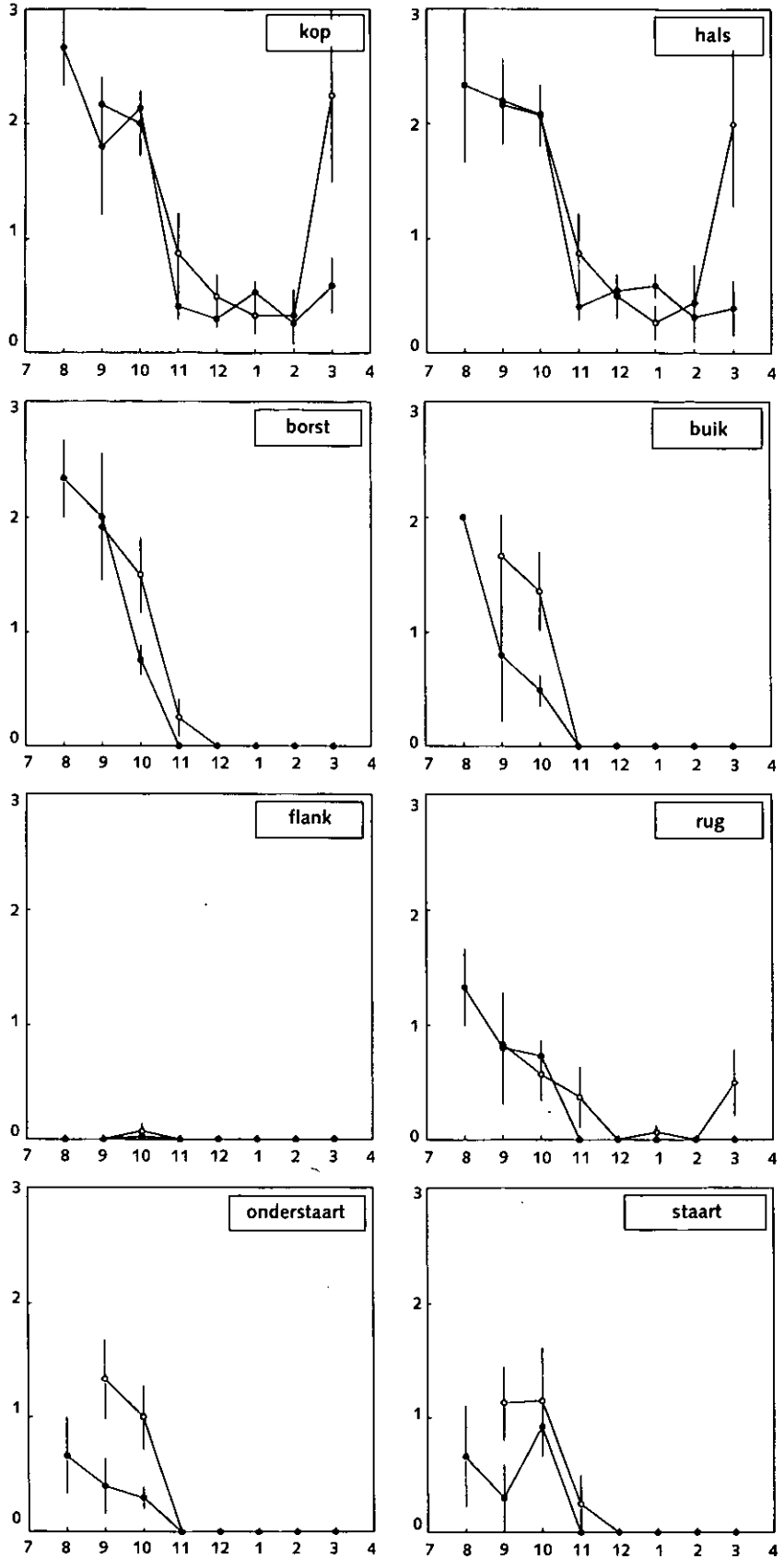
Verloop van maandelijks gemiddelde ruiscore (met standaardfout) per lichaamsveld bij Toppereenden. Voor de staart is het gemiddeld aantal groeiende pennen weergegeven (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stip-
pellijnen juveniele vogels).



Tafeleend

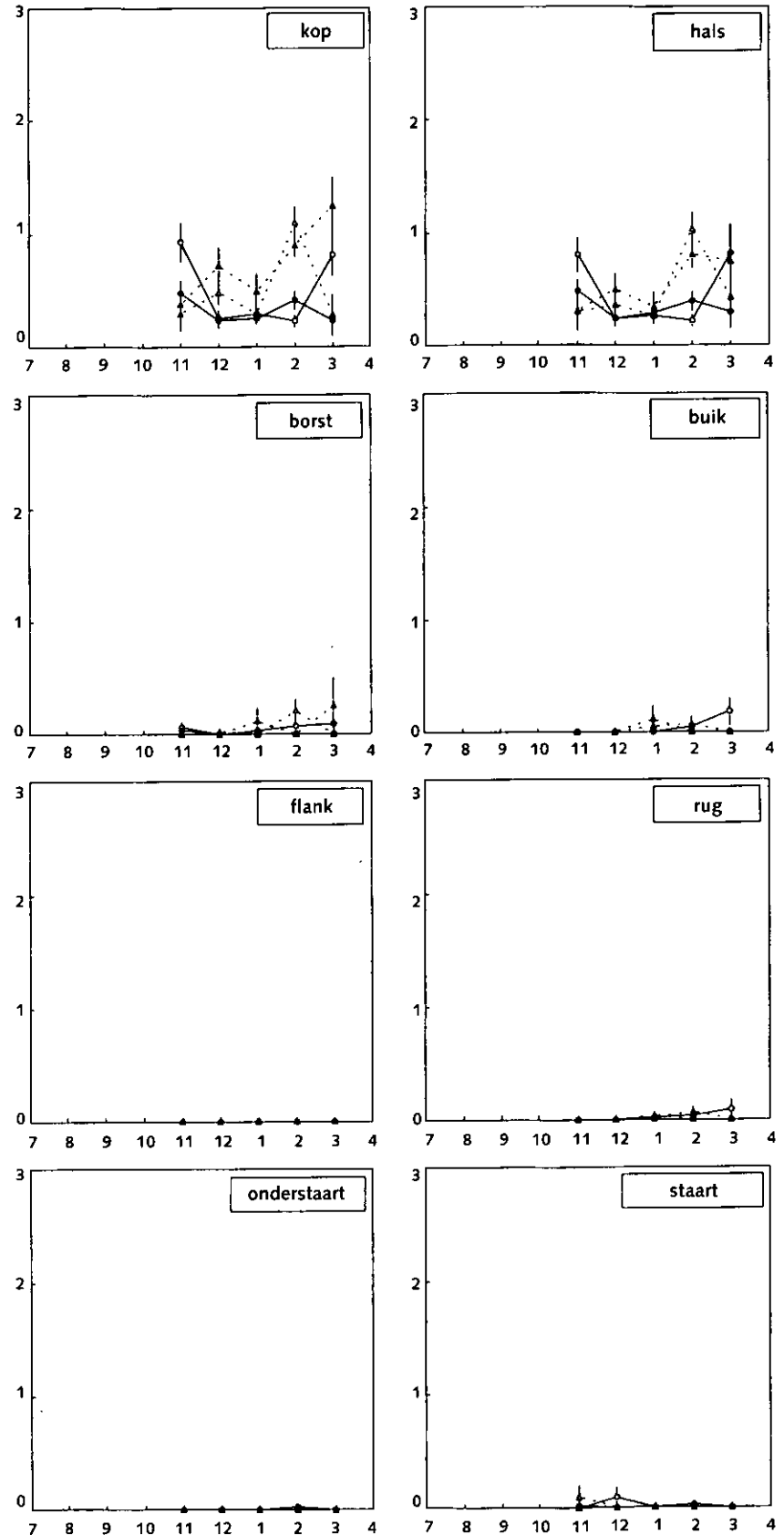
Figuur 17.

Verloop van maandelijks gemiddelde ruiscore (met standaardfout) per lichaamsveld bij Tafeleenden. Voor de staart is het gemiddeld aantal groeiende pennen weergegeven (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippen juveniele vogels).



Brilduiker

Figuur 18. Verloop van maandelijks gemiddelde ruiscore (met standaardfout) per lichaamsveld bij Brilduikers. Voor de staart is het gemiddeld aantal groeiende pennen weergegeven (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stip-
pellijnen juveniele vogels).



6.2 Rui van lichaamsvelden en staart

De gemiddelde ruiscores (0-3) per veerveld zijn weergegeven in Figuur 15-18. Voor de intensiteit van de staarttui is een score van het gemiddeld aantal groeiende staartpennen aangehouden.

Kuifeend (Figuur 15).

Kop- en halsveren worden vooral in de nazomer en het najaar geruid, maar ook gedurende de winter gaat de rui door. In het vroege voorjaar, als aanloop naar de baltsperiode, intensiveert de rui van kop en hals. Bij juveniele vogels gaat de rui ook in de winter door waardoor ze aan het eind van de winter sterk op de volwassen vogels gaan lijken. Borst en buik worden in augustus en september geruid. In de koudste wintermaanden (Fig. 24) ligt de rui stil (bescherming tegen het koude water) en in het vroege voorjaar is een lichte opleving van de rui waarneembaar. Juvenielen volgen hetzelfde patroon maar de winterstop is meer uitgesproken dan bij de adulten. De flankveren (een klein aantal relatief grote contourveren, die in rust gedeeltelijk over de vleugels worden gelegd en het aanzien van de flank bepalen) worden in korte tijd in september gewisseld. De gemiddelde score voor de populatie is daardoor laag. Voor rugveren en onderstaart geldt eveneens een sterke rui in augustus en september en een meer of minder uitgesproken winterstop. De staart tenslotte wordt vooral in de nazomer geruid. Juveniele vogels ruien in principe geen staartpennen, maar groeiende pennen worden soms waargenomen, mogelijk om beschadigde pennen te vervangen.

Toppereend (Figuur 16).

Voor Toppereenden worden dezelfde patronen gevonden als bij Kuifeenden. De winterstop (bij borst- en rugveren bijvoorbeeld) is echter minder uitgesproken. Bij de meeste lichaamsvelden valt de meest intensieve rui bij de vrouwtjes wat later dan bij de mannetjes.

Tafeleend (Figuur 17).

De rui van Tafeleenden is gemiddeld genomen intenser (of meer gesynchroniseerd) in de nazomer dan die van Kuifeenden en Toppereenden. Vanaf december wordt geen rui meer waargenomen van borst, buik en onderstaart (de veervelden die de hele dag in contact staan met het koude water). Vrouwtjes ruien deze lichaamsvelden later dan mannetjes.

Brilduiker (Figuur 18).

Brilduikers verschijnen pas na de ruiperiode in het IJsselmeergebied. Enige rui van betekenis is de kop en halsrui, evenals bij de overige duikeenden. In het voorjaar is er nauwelijks rui waargenomen.

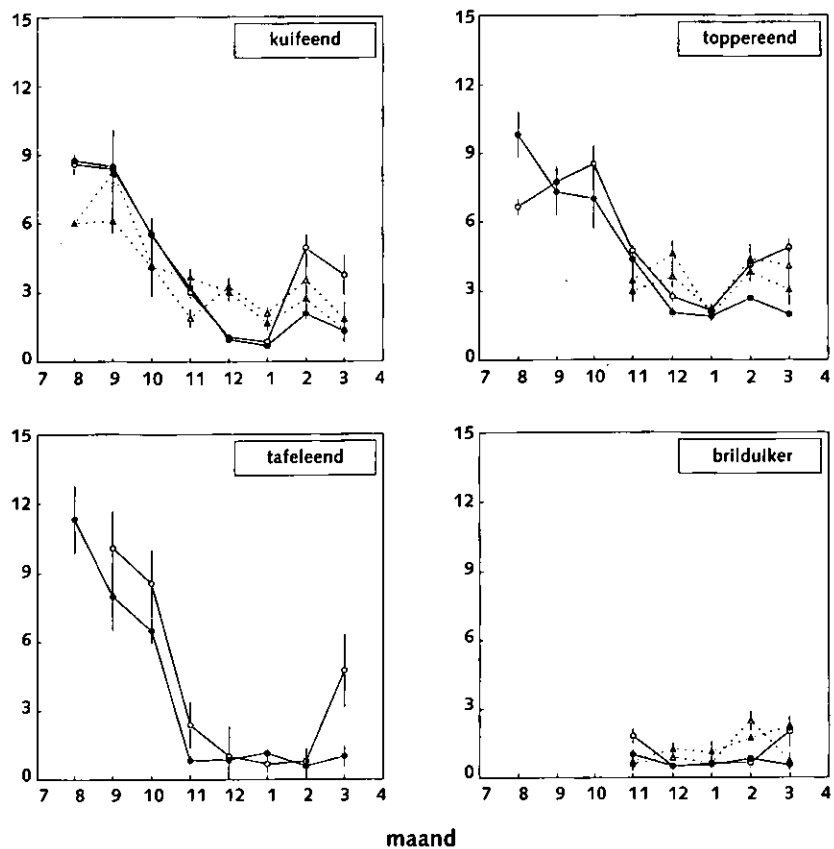
Om de rui-intensiteit te vergelijken tussen soorten is de ruiscore van de verschillende lichaamsvelden opgeteld (zie Figuur 19). Bij Tafeleend is de rui het sterkst in de nazomer en is een lange winterstop waarneembaar.

Bij Toppereend is de rui aanzienlijk gelijkmatiger verdeeld. Het ruiverloop van Kuifeenden houdt het midden tussen die van Tafel- en Toppereend.

Bij Brilduiker is de rui marginaal tijdens hun winterverblijf in het IJsselmeergebied.

Figuur 19.

Verloop van maandelijks gemiddelde over alle velden gesommeerde lichaamsruiscoren bij duikeenden. (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippellijnen juveniele vogels).



7 Conditie en gewichtsverloop

7.1 Conditie: vet- en eiwitvoorraden

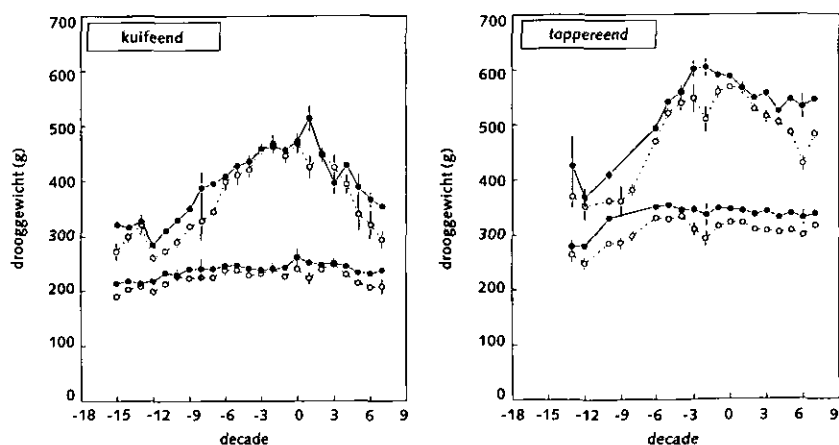
Onder de conditie van vogels wordt verstaan de hoeveelheid reserves en voorraden van bouwstoffen in het lichaam. Lichaamsreserves worden in geval van nood aangebroken: het zijn vitale weefsels waarop een vogel korte tijd kan interen ten koste van de functie van bepaalde organen (bijvoorbeeld het interen op de borstspier waarbij tijdelijk het vliegvermogen vermindert). Lichaamsvoorraden daarentegen worden als extra brandstofdepots aangelegd om perioden van schaarste te overbruggen (bijvoorbeeld gedurende de trek, bebroeden van eieren of het tijdelijk dichtvriezen van meren waardoor voedselbronnen ontoegankelijk worden). Deze voorraden bestaan over het algemeen uit vet en eiwit. Vet bevat weinig water (ca. 4%) en heeft een hoge verbrandingswaarde (37.7 kJ/g) en is daardoor een efficiënte energievoorraad. Eiwitten hebben een lagere verbrandingswaarde (18.0 kJ/g) en bevatten meer water (ca. 70%), maar zijn soms nodig als stikstofbron om eiwitten in weefsels te vervangen.

De vetvoorraden die eenden aanleggen zijn te herleiden uit veranderingen in de vetmassa over de tijd. Veranderingen in de vetvrije massa kunnen duiden op eiwitvoorraden, bijvoorbeeld aangelegd als spierweefsel in de borst (vleugelspieren) of poten.

Het verloop van de vetgewichten en vetvrije gewichten van adulte Kuifeenden en Toppereenden is weergegeven in Figuur 20 (gemiddelden en standaardfout per decade t.o.v. 1 januari)

Figuur 20.

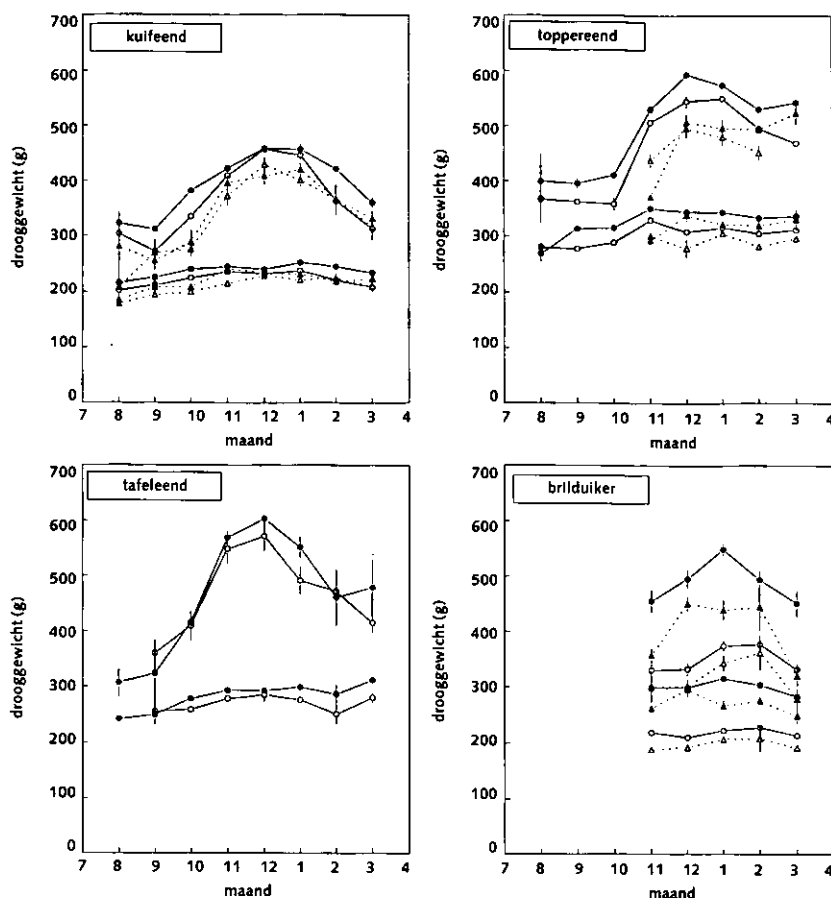
Verloop van gemiddelde (met standaardfout) drooggewicht en vetvrij drooggewicht van karkassen van adulte Kuifeenden en Toppereenden per decade ten opzichte van 1 januari. Het verschil tussen de lijnen illustreert de vetmassa (zwart σ^{σ} , wit σ^{σ}).



In augustus arriveren de eenden met vetvoorraden die in de loop van de ruiperiode worden verbruikt. Dit suggereert dat gedurende de rui de vogels in een negatieve energiebalans zijn: er wordt minder energie opgenomen uit voedsel dan er energie wordt uitgegeven, waardoor energievoorraden (hier: vet) worden aangesproken. In de loop van september neemt de vetvoorraad sterk toe tot de jaarwisseling en vervolgens neemt de vetvoorraad weer af. Bij de grotere en zwaardere Toppereend neemt de vetvoorraad verder toe en neemt veel minder sterk af na de jaarwisseling dan bij de Kuifeend. In de ruiperiode is het vetvrije gewicht iets lager dan in de winter.

Figuur 21.

Veranderingen in drooggewicht en vetvrijdrooggewicht (gemiddelden en standaardfout per maand) van duikeenden. Het verschil tussen 2 lijnen per geslacht en leeftijdsgroep illustreert de vetmassa (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippellijnen juveniele vogels).



Dit komt overeen met de gemiddeld kleinere vogels in die periode (hoofdstuk 5). Vanaf oktober is de vetvrije massa min of meer constant en verandert dus niet mee met de vetmassa.

Van de overige soorten en juvenielen zijn ook voldoende gegevens beschikbaar om maandelijkse gemiddelden te berekenen en daaruit het verloop in vetvoorraden te reconstrueren (Figuur 21).

Het algemene beeld is een snelle toename van de vetvoorraden in de herfst, een piek in de winter en een meer of minder snelle afname van vetgewichten aan het einde van de winter. Opvallend is dat de Aythya-eenden hun piekgewicht bereiken in december/januari, terwijl Brilduikers het meeste vet hebben in januari/februari. Bij vogels die hun piekgewicht hebben bereikt bestaat meer dan de helft van het drooggewicht uit vet. (N.B. De vetvrije massa bevat veel water, waardoor het versgewicht van de vetvrije massa 3 maal zo hoog is en vet ca. 25% van het gewicht uitmaakt). Kuifeenden en Toppereenden nemen in gewicht af gedurende de ruiperiode, nemen daarna snel toe in vetgewicht en na de jaarwisseling worden de voorraden aangesproken. Juveniele vogels leggen minder vetvoorraden aan dan de adulte. Bij Kuifeend is getoetst of de vetmassa's normaal verdeeld zijn per maand (Kolmogorov-Smirnov toets, SPSS normality plots). Vet is in de wintermaanden normaal verdeeld, in augustus en september niet (logaritme van vet geeft voor september een normale verdeling). De vetvrije massa's zijn in augustus en december en januari niet normaal verdeeld, in de overige maanden wel. Een covariantie-analyse (SPSS-procedure MANOVA) met geslacht en leeftijd als factoren en dagnummer t.o.v. 1 januari (vanaf 1 oktober) en het kwadraat daarvan als covariaten, wees uit dat het verloop van de vetmassa's over de winter beschreven kan worden met een kwadratische functie (dag²), en juveniele vogels minder vet aanleggen dan adulte.

Er werd geen verschil tussen de sexen gevonden. Bij Tafeleenden werden gelijklopende resultaten gevonden. Bij Toppereenden en Brilduikers leggen de mannetjes bovendien significant meer vet aan dan vrouwtjes en verschillen de patronen over de winter (significante interacties met dag2) (zie Figuur 21).

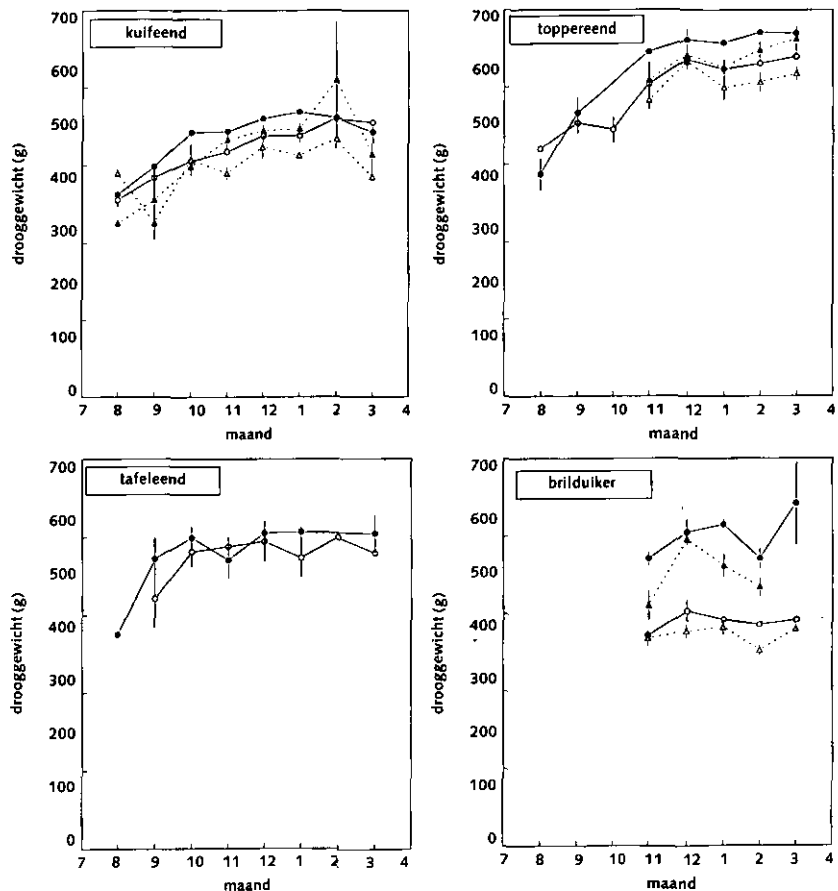
Tafeleenden lijken sneller in gewicht toe te nemen en ook weer sneller de voorraden te gebruiken dan de Kuifeenden en Toppers (zie ook 7.4).

Bij Toppereenden is in maart een trendbreuk waar te nemen in de afbouw van de vetvoorraad, met name bij de mannetjes. Dit zou te maken kunnen hebben met het opnieuw aanleggen van reserves voor de wegtrek naar de broedgebieden of ter voorbereiding van de tijdrovende baltsperiode (maart en april).

De vetvrije massa's veranderen nauwelijks mee met de vetmassa's bij de Aythya's; bij Brilduiker daarentegen wel.

Figuur 22.

Toename van het maandelijks gemiddelde versgewicht van de borstspier (linker grote en kleine borstspier) van duikeenden over de winter. (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippellijnen juveniele vogels).



7.2 Borstspiergewichten

De lichte toename in vetvrije massa van de karkassen komt overeen met een toename in het gewicht van de borstspieren (Figuur 22). Het drooggewicht van de borstspier is circa 30% van het versgewicht. Bij Kuifeend is het extra vetvrije drooggewicht van het karkas als gevolg van de groei van de borstspieren tussen augustus en september $0.30(\text{droog}) \times 25(\text{verschil aug-jan}) \times 2(\text{borstspieren}) = 15 \text{ g}$, en bij Toppereend $0.30 \times 30 \times 2 = 20 \text{ g}$. Dit verklaart slechts ten dele de toename in vetvrije drooggewichten over die periode van resp. ca. 30 en 50 g (Fig. 21). Blijkbaar zijn de kleine veranderingen in vetvrije massa in karkassen ook toe te schrijven aan grotere eiwit-

voorraden elders in het lichaam of grotere vogels in het algemeen; zoals gesuggereerd in 5.2.

Opmerkelijk is dat in de loop van de winter steeds zwaardere borstspieren werden gemeten. Ook wanneer de vetvoorraden slinken (en de vogels lichter worden) blijft het borstspiergewicht hoog of stijgt zelfs nog verder.

De borstspieren worden dus niet alleen zwaarder om een groter vogelgewicht in de vlucht te kunnen houden, maar ook om andere redenen.

Vermoedelijk verbruiken duikeenden tijdens de trek een deel van hun borstspierweefsel (slijtage, eiwit- en/of energiebron) en arriveren in het najaar met relatief lichte borstspieren in het IJsselmeergebied. Voor de wegtrek (vanaf februari) wordt alweer extra borstspierweefsel aangelegd om de wegtrek uit het gebied mogelijk te maken. Een extra reden om in het voorjaar grotere borstspieren te hebben zou kunnen zijn om dagelijks meer vliegbewegingen te maken naar de in de loop van de winter steeds schaarser wordende voedselbronnen in het gebied. Om dit idee te kunnen staven zouden uitvoerige waarnemingen van de nachtelijke fourageervluchten nodig zijn met behulp van radarapparatuur.

7.3 Correctie voor structurele grootte?

Een mogelijkheid om veranderingen in gewichten toe te schrijven aan individuele strategieën, danwel aan veranderingen in de grootte van vogels in de populatie, is het gewicht te corrigeren voor de structurele grootte, ofwel de grootte van het karkas. Dit kan alleen wanneer voldoende betrouwbare maten kunnen worden gevonden die verband houden met de grootte en het gewicht van de vogel. Voor de onderhavige gegevensset zijn snavelmaten ongeschikt (variatie als gevolg van slagers) en is borstbeenlengte als enige geschikt over de hele periode. Vleugellengte kan na de rui (vanaf november) ook een maat zijn voor structurele grootte. Met behulp van regressie-analyses is onderzocht of borstbeenlengte (en het kwadraat en de derde macht van de borstbeenlengte) vanaf oktober (om de potentieel andere groep van ruiers uit te sluiten) en het product van vleugellengte en borstbeenlengte (vanaf november) goede schatters zijn voor het vetvrije drooggewicht van het karkas (Tabel 4). Het kwadraat en de derde macht (gewicht verhoudt zich in principe tot de derde macht van een lengtemaat) van de borstbeenlengte verklaarden niet meer dan alleen de borstbeenlengte. Voor de verschillende soorten, geslachten en leeftijdsgroepen werd minder dan 10% van de variatie verklaard door borstbeenlengte en minder dan 15% van de variatie door het product van borstbeenlengte en vleugellengte. Vanwege de geringe winst in het terugdringen van ongewenste variatie en de complicaties in de berekeningen (en het inzicht in de gecorrigeerde maten!) is in verdere analyses afgezien van correctie voor structurele grootte.

7.4 Aanleg van lichaamsvoorraden

Bij de *Aythya*'s is een duidelijke toename in vetgewicht in het najaar en een meer of minder duidelijk afname in het vetgewicht in het voorjaar beschreven in 7.1. Met behulp van lineaire regressies is berekend hoeveel gram vet per dag de vogels, gemiddeld over de populatie, toenemen in het najaar (oktober en november, Tabel 5). Voor Kuifeenden is dat ruim 2 g/d en voor Toppereend en Tafeleend ruim 3 g/d. Het vetvrij drooggewicht neemt nauwelijks toe, gemiddeld minder dan 0.5 g/d (vanwege de grote variatie in vetvrije drooggewichten in de meeste gevallen niet significant) (Tabel 6). De toename in drooggewicht lijkt dus voor 90% uit vet te bestaan.

Tabel 4.
Relaties tussen vetvrij drooggewicht van karkas (g) en borstbeenlengte (BB; oktober-maart) en vleugel*borstbeenlengte (VLBB; november-maart), volgens $y=a+bx$.

				b	a	r ²	P	n	
Kuifeend	M	AD	BB	1.78	91.7	0.07	0.000	429	
			VLBB	0.0087	88.3	0.13	0.000	346	
		JV	BB	3.75	-86.6	0.09	0.006	79	
			VLBB	0.0159	-48.3	0.19	0.000	74	
	V	AD	BB	2.94	-11.7	0.13	0.000	168	
			VLBB	0.0110	40.1	0.14	0.000	143	
		JV	BB				n.s.		
			VLBB	0.0075	97.5	0.07	0.025	76	
	Toppereend	M	AD	BB	1.39	214.2	0.03	0.000	731
				VLBB	0.0066	200.8	0.07	0.000	727
JV			BB				n.s.		
			VLBB				n.s.		
V		AD	BB	2.63	83.2	0.09	0.000	567	
			VLBB	0.0103	113.8	0.13	0.000	548	
		JV	BB				n.s.		
			VLBB	0.0146	11.2	0.10	0.005	77	
Tafeleend		M	AD	BB	3.29	-0.2	0.08	0.002	130
				VLBB	0.0130	31.8	0.12	0.002	113
	JV		BB				n.s.		
			VLBB				n.s.		
	V	AD	BB				n.s.		
			VLBB				n.s.		
		JV	BB				n.s.		
			VLBB				n.s.		
	Brilduiker	M	AD	BB	3.58	-54.3	0.24	0.000	105
				VLBB	0.0134	-3.0	0.37	0.000	105
JV			BB	3.42	-62.6	0.40	0.000	33	
			VLBB	0.0110	34.5	0.45	0.000	32	
V		AD	BB	1.58	86.0	0.03	0.055	142	
			VLBB	0.0072	93.8	0.04	0.018	142	
		JV	BB				n.s.		
			VLBB				n.s.		

In versgewichten zou zeker 70% van de gewichtstoename op rekening van de vetvoorraden komen. Als er een effect van de grootte van de vogels meespeelt is vrijwel alle gewichtstoename van de vogels toe te schrijven aan grotere vetvoorraden. De hoeveelheid van 3 g/d is laag in vergelijking met de maximaal haalbare opvetsnelheid van ca. 20-30 g/d (Lindström 1991). Canvasback ducks *Aythya valisneria* die gevoerd werden op een dieet van Nonnetjes *Macoma balthica* namen gemiddeld 23 g/d toe na een hongerperiode (Jorde et al. 1995). Het verloop van het populatiegemiddelde is echter niet representatief voor de opvetsnelheid van een individu. Het probleem dat zich voordoet is dat van elke vogel maar 1 samenstelling bekend is waaruit niet de vet (en eiwit)voorraad kan worden geschat. Wanneer de populatie eenden constant zou zijn en synchroon voorraden aan zou leggen, dan zou het verloop van de karkassamenstelling van de populatie een goede beschrijving geven van hoe eenden voorraden aanleggen en verbruiken. In 5.2 (biometrie) hebben we gezien dat er grote variatie in biometrie bestaat en dat het aantal vogels in de loop van de winter enorm varieert. Het zouden in principe ook juist vette vogels kunnen zijn die later in het najaar naar het IJsselmeergebied komen. Daarbij zijn er aanwijzingen dat in de midwinter vogels van een andere structuur in het gebied (bij)komen, die gemiddeld een fractie groter lijken te zijn. Bovendien is het waarschijnlijk dat vogels niet synchroon opvetten: een deel van de vogels heeft er net een trektocht op zitten en er is variatie in de timing van de rui (zie ook 8.1) die vermoedelijk ook variatie in de timing van opvetten veroorzaakt. De resultante is dat het populatieverloop veel vlakker zal zijn dan het individuele opvetpatroon, dat overigens ook sterk kan variëren.

7.5 Gebruik van lichaamsvoorraden

Analoog aan het berekenen van de aanleg van voorraden is met regressie-analyses het gemiddelde verbruik van de voorraden in de periode van januari-half maart berekend. Bij Kuifeenden en Tafeleenden nam het vetgewicht met gemiddeld 1.5 g/d af; bij Toppereenden wat minder (Tabel 7). Voor de vetvrije massa ligt het verbruik in de orde van grootte van 0.2 g(droog)/d (Tabel 8).

De vetvoorraden dienen onder andere om perioden van voedselschaarste te overbruggen, bijvoorbeeld wanneer voedselbronnen niet toegankelijk zijn door bevroren van het meer of onder omstandigheden waarbij het fourageren wordt bemoeilijkt zoals bij storm. Ook kunnen koude perioden ervoor zorgen dat duikeenden een hoger energieverbruik hebben dan ze dagelijks uit het voedsel kunnen halen en hun voorraden sterker moeten aanspreken. In Figuur 23 is voor zover mogelijk voor adulte Kuifeenden en Toppereenden het verloop van de vetgewichten weergegeven per winter. De winters 82/83 en 87/88 waren relatief zachte winters en 84/85, 85/86, en 86/87 strenge winters. In echt strenge winters worden weinig vogels gevangen omdat ook de vissers niet kunnen vissen bij ijsgang. In strenge winters lijken de gemiddelde vetgewichten na januari inderdaad lager dan in zachte winters.

Tabel 5.

Relaties tussen vetgewicht van karkas (g) en dagnummer vanaf 1 januari in de periode oktober en november volgens $y=a+bx$ (n.s.= $P>0.05$).

			b	a	r ²	P	n
Kuifeend	M	AD	1.75 (0.22)	-378.6	0.24	0.000	207
		JV	2.05 (0.87)	-515.1	0.19	0.026	26
	V	AD	2.42 (0.43)	-603.1	0.33	0.000	67
		JV	2.29 (0.80)	-582.5	0.25	0.008	27
Toppereend	M	AD	3.75 (0.53)	-1025.1	0.28	0.000	135
		JV				n.s.	4
	V	AD	3.04 (0.33)	-796.4	0.34	0.000	168
		JV				n.s.	26
Tafeleend	M	AD	3.26 (0.42)	-798.1	0.57	0.000	47
		JV				n.s.	3
	V	AD	3.38 (0.74)	-827.2	0.60	0.000	16
		JV				n.s.	3

Tabel 6.

Relaties tussen vetvrij drooggewicht van karkas (g) en dagnummer vanaf 1 januari in de periode oktober en november volgens $y=a+bx$ (n.s.= $P>0.05$).

			b	a	r ²	P	n
Kuifeend	M	AD	0.13 (0.10)			n.s.	207
		JV	0.93 (0.37)	-61.9	0.21	0.018	26
	V	AD	0.33 (0.26)			n.s.	67
		JV	0.52 (0.37)			0.000	27
Toppereend	M	AD	0.15 (0.32)	68.73	0.14	n.s.	135
		JV				0.000	4
	V	AD	0.81 (0.16)			n.s.	168
		JV	-1.39 (0.76)			n.s.	26
Tafeleend	M	AD	0.37 (0.19)			n.s.	47
		JV				n.s.	3
	V	AD	0.47 (0.23)			n.s.	16
		JV				n.s.	3

Tabel 7.

Relaties tussen vetgewicht van karkas (g) en dagnummer vanaf 1 januari in de periode januari tot maart volgens $y=a+bx$ (n.s.= $P>0.05$).

			b	a	r ²	P	n
Kuifeend	M	AD	-1.48 (0.21)	234.4	0.30	0.000	110
		JV	-1.36 (0.36)	209.1	0.28	0.001	39
	V	AD	-2.17 (0.32)	254.8	0.48	0.000	52
		JV	-1.37 (0.40)	201.9	0.23	0.001	41
Toppereend	M	AD	-0.757 (0.09)	236.7	0.06	0.000	587
		JV				n.s.	61
	V	AD	-1.43 (1.22)	257.6	0.27	0.000	371
		JV	-0.67 (0.28)	192.1	0.10	0.018	55
Tafeleend	M	AD	-1.59 (0.66)	279.4	0.13	0.020	40
		JV					0
	V	AD	-1.52 (0.70)	257.6	0.24	0.046	17
		JV				n.s.	3

Tabel 8.

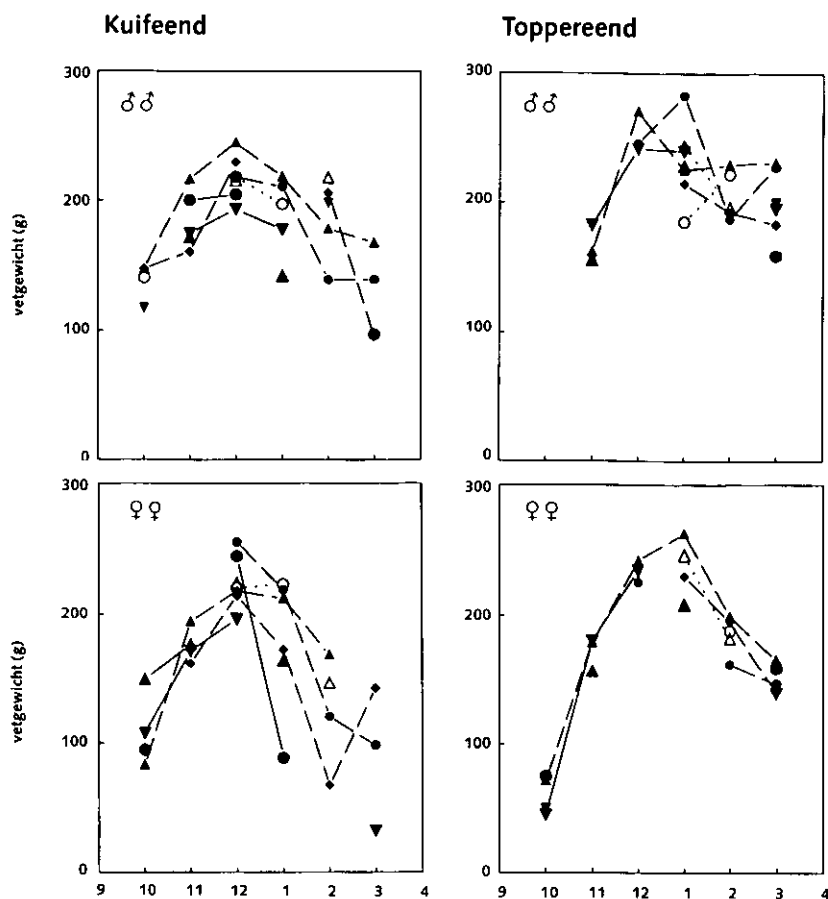
Relaties tussen vetvrij drooggewicht van karkas (g) en dagnummer vanaf 1 januari in de periode januari tot maart volgens $y=a+bx$ (n.s.= $P>0.05$).

			b	a	r ²	P	n
Kuifeend	M	AD	-0.21 (0.08)	252.5	0.06	0.009	109
		JV	-0.21 (0.14)			n.s.	39
	V	AD	-0.57 (0.13)	250.5	0.27	0.000	52
		JV	-0.05 (0.13)			n.s.	41
Toppereend	M	AD	-0.16 (0.04)	345.1	0.02	0.000	587
		JV	-0.09 (0.22)			n.s.	61
	V	AD	-0.18 (0.06)	-318.8	0.03	0.002	371
		JV	-0.31 (0.14)	310.0	0.08	n.s.	55
Tafeleend	M	AD	-0.01 (0.35)			n.s.	40
		JV					0
	V	AD	-0.12 (0.36)			n.s.	17
		JV				n.s.	3

Figuur 23.

Verloop van de maandelijks gemiddelde vetmassa van adulte ♂♂ en ♀♀ Kuifeenden en Toppereenden per winter. Open symbolen: zachte winters (82/83 en 87/88), gesloten symbolen met onderbroken lijnen: normale winters (79/80, 80/81, 81/82, 83/84), grotere symbolen en doorgetrokken lijnen: strenge winters vanaf 1 januari (84/85, 85/86, 86/87). In strenge winters met ijsgang wordt de visserij onderbroken. De vetmassa is na de vorstperiode gewoonlijk lager dan in normale en zachte winters.

- 79/80 —●— 84/85
- ▲— 80/81 —▲— 85/86
- ▼— 81/82 —▼— 86/87
- 82/83 —△— 87/88
- ◆— 83/84

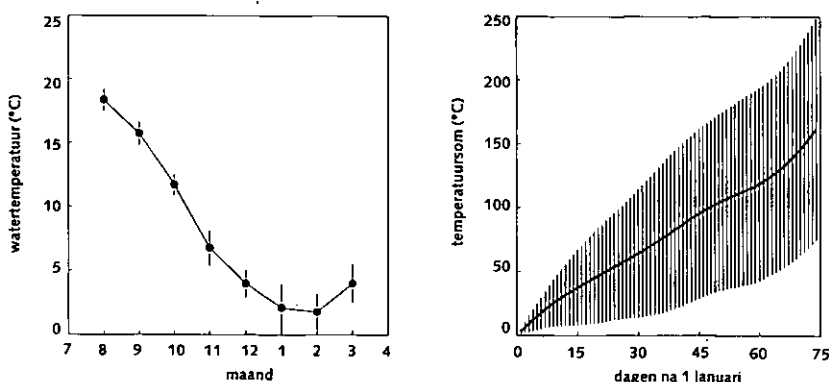


In Figuur 24 is de gemiddelde watertemperatuur (gemeten op verschillende havens verspreid over het IJsselmeer) per maand weergegeven en de dagelijkse gemiddelde temperatuursom vanaf 1 januari. Januari en februari zijn de koudste maanden. Zowel in de gemiddelde temperatuur als de temperatuursom blijkt een grote jaarlijkse variatie.

Het vetverbruik in relatie tot de winterkou is geanalyseerd door deviaties in vetgewicht ten opzichte van het jaarlijks gemiddelde vetverloop (zie Tabel 7 voor de vergelijking van de lijnen) uit te zetten tegen de deviaties van de temperatuursom ten opzichte van het jaarlijks gemiddelde over de periode 1979-1988. Zodoende wordt voor seizoenstrend gecorrigeerd en kunnen

Figuur 24.

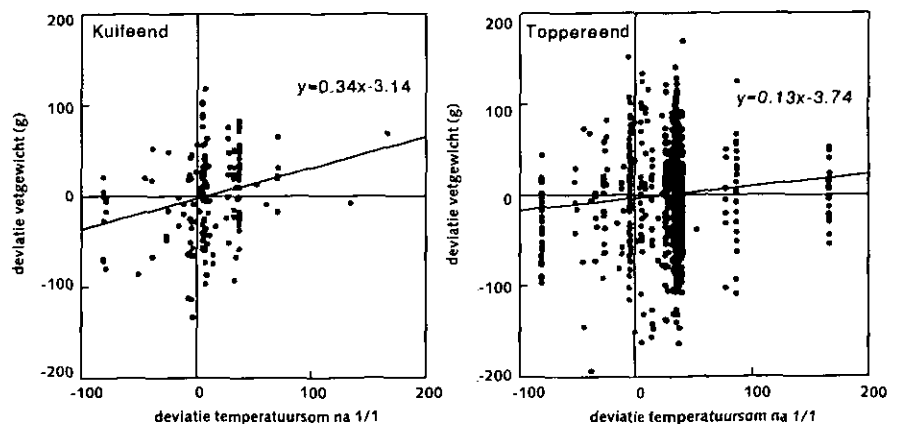
Verloop van maandelijks gemiddelde watertemperatuur (met standaarddeviatie) in het IJsselmeer (gemiddelde van diverse havenlocaties) in de periode 1979-1988 (links) en de dagelijkse gemiddelde temperatuursom vanaf 1 januari (met standaarddeviatie) (rechts).



alle getallen per dagnummer worden meegenomen in de analyses (Figuur 25). Inderdaad blijkt dat bij gemiddeld hogere watertemperaturen de vetgewichten ook hoger zijn dan gemiddeld, al is de verklaarde variantie gering (6.3% bij Kuifeenden, $P=0.001$, en 0.7% bij Toppereenden, $P=0.007$). De grote individuele variatie in vetgewichten is reeds in voorgaande besproken en het ontbreken van echt strenge-winter-getallen staat een krachtiger beeld in de weg.

Ook andere weersomstandigheden kunnen bijdragen tot verschillen in vetgewicht. Lage luchttemperaturen gaan meestal gepaard met lagere watertemperaturen, maar bij krachtige wind kan het effect op de energiebehoefte aanzienlijk groter zijn ('chilling factor'). De vraag is overigens of elk individu een monotoon verloop van toename in vetgewicht in de vroege winter en een afname van vetgewicht in de late winter ondergaat. Kestenholz (1994) liet zien dat gemerkte Kuifeenden, die meerdere keren per winter in Zwitserse meren waren gevangen, zowel in gewicht konden toenemen als afnemen in de periode januari-maart, hoewel het gemiddelde voor de populatie duidelijk afnam. Veranderingen in de lokale voedselbeschikbaarheid zouden hierbij van invloed zijn geweest. Het zou dus kunnen zijn dat duikeenden een gemiddelde patroon van opvetten en vetverbruik aanhouden, maar afhankelijk van de te verwachten omstandigheden daarvan afwijken (Lovvorn 1994). Bij sneeuwval bijvoorbeeld worden meer duikeenden in visnetten gevangen blijkens het Stavorens gezegde: 'Sneeuw op de luiken doet de duikers duiken'. Omdat sneeuwval vaak een vorstperiode inluidt, kan dit extra duiken betekenen dat duikeenden wat extra eten om een grotere voorraad aan te leggen voor het geval het meer dichtvriest. Waarschijnlijk is het niet voordelig altijd een grote vetvoorraad te hebben. Zwaardere vogels hebben weliswaar nauwelijks hogere energetische duikkosten (Lovvorn & Jones 1991), maar wel hogere vlieggkosten. Bovendien worden de vogels trager en zijn daardoor een iets gemakkelijker prooi. Als het vet naar verwachting niet nodig is kan de voorraad dus beter slinken. Vorstperioden laat in de winter, dus wanneer de vetvoorraden al weer sterk zijn verminderd, kunnen echter catastrofale gevolgen hebben, zeker wanneer de voedselsituatie ongunstig is. Dergelijke (uitzonderlijke) omstandigheden leidden in maart 1986 tot een massale sterfte onder duikeenden in West-Europa (Suter & van Eerden 1992).

Figuur 25. Deviatie van gemiddelde vetmassa na 1 januari (zie Tabel 7) en de deviatie van de gemiddelde water temperatuursom (Fig. 24) voor adulte Kuifeenden en Toppereenden. Voor beide groepen werd een significant positieve relatie gevonden ($P<0.01$).



Uit de gemiddelde vetvoorraden en een schatting van het energie-verbruik kan berekend worden hoe lang duikeenden op hun vetvoorraad kunnen teren. Het energie-verbruik van actief fouragerende Kuifeenden in de winter is (minstens) 1250 kJ per dag (De Leeuw, van Eerden & Visser, manuscript); voor vogels die een vorstperiode afwachten zonder te eten is dit ongeveer 800 kJ/d. De gemiddeld maximale hoeveelheid vet (december) bedraagt ongeveer 230 g (Fig. 24). Wanneer we veronderstellen dat een volledig ingeteerde vogel toch nog ca 5% van het lichaamsgewicht aan vet heeft, ofwel ca. 30 gram, dan bedraagt de gem. maximale vetvoorraad 200 g. Elke gram levert 38 kJ, dus is de vetvoorraad goed voor 7600 kJ. Hiermee kan een Kuifeend een periode van ongeveer 10 dagen uitzingen. Wanneer hier en daar wat bijgegeten kan worden is die periode langer. Wanneer later in de winter (februari/maart) een strenge vorstperiode intreedt, en al een deel van de reserves zijn verbruikt, kunnen de gevolgen catastrofaal zijn zoals in maart 1986 toen grote aantallen Kuifeenden en Toppereenden verhongerden (Suter & van Eerden 1992).

7.6 Versgewichten

Van enkele verdronken vogels die nauwelijks water opgenomen hadden is het versgewicht van de vogel bepaald. Deze getallen zijn te vergelijken met gewichten die elders gemeten zijn (Tabel 9). In het noorden worden de zwaarste vogels aangetroffen op een dieet van schelpdieren. Op het IJsselmeer zijn de januari-gewichten het hoogst. In Sempach zijn de gewichten iets lager dan in Constance. Dit heeft vermoedelijk te maken met de voedselvoorziening. In Constance is de Driehoeksmossel de belangrijkste prooi, een relatief voorspelbare voedselbron. In Sempach komen geen Driehoeksmossels voor maar wordt in januari geprofiteerd van een tijdelijke voedselbron, het kuit van Coregonus sp. vissen (Kestenholz 1994).

Tabel 9.
Lichaamsgewichten en stapelvoedsel van adulte mannelijke Kuifeenden gevangen in januari op verschillende locaties in Europa.

Locatie	voedsel	gewicht (g)	Referentie
IJsselmeer (Ned.)	Dreissena	1039	
Oostzee (Duit.)	Mytilus	952	Piechocki 1987
Zurich (Zwit.)	Dreissena	1023	Güntert 1978
Constance (Zwit.)	Dreissena	891	Kestenholz 1994
Sempach (Zwit.)	Coregonus	811	Kestenholz 1994
Kaspische Zee (Rus.)		801	Dementiev & Gladkov 1952
Camargue (Fran.)	planten	729	Bauer & Glutz 1969

De januari-gewichten van de andere adulte duikeenden waren 1407 g (♂) en 1303 g (♀) voor Toppereend, 1227 g (♂) en 905 (♀) voor Brilduikers, en 1247 g (♂) en 1227 g (♀) voor Tafeleenden. Het gewicht van Tafeleenden in de Camargue in de periode december-februari is 849 (♂) en 807 g (♀) (Bauer & Glutz 1969).

Uit de gegevens van de drooggewichten kan het versgewicht worden geschat. Met behulp van lineaire regressies is de relatie vers- en drooggewicht berekend per soort en geslacht (Appendix 8).

7.7 Maaggewichten

Ook het gewicht van de maagspier verandert in de loop van de winter (Figuur 26).

Kuifeend

De maagspier neemt 10-15% toe in gewicht van augustus tot oktober/november en vervolgens weer af. Het piekgewicht van de maagspier valt samen met de sterke toename in vetgewicht (Fig. 21). Vermoedelijk is de grootte van de borstspier gerelateerd aan de hoeveelheid mosselschelpen die dagelijks in de maag worden gekraakt. In oktober en november is de dagelijkse mosselconsumptie blijkbaar het hoogst en neemt daarna af, terwijl de vogels geleidelijk aan interen op de vetvoorraden. De juvenielen in augustus hebben opmerkelijk kleine magen, waarschijnlijk als gevolg van een voornamelijk insectendieet in de broedgebieden, waarvoor geen grote spiermaag nodig is.

Toppereend

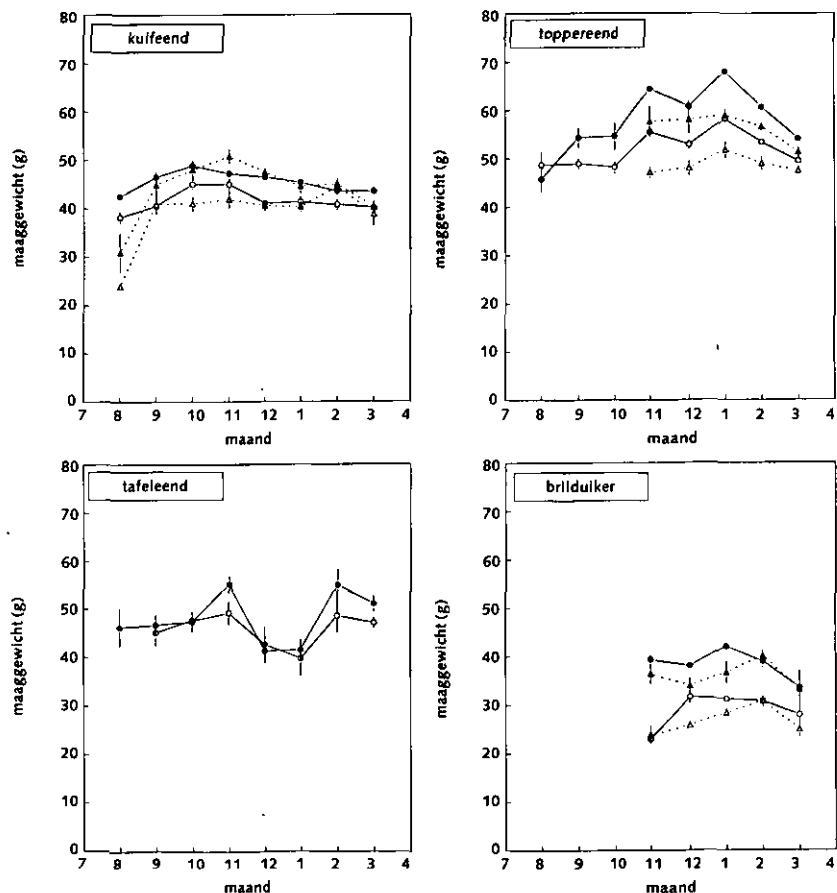
De maagspier van Toppereenden neemt met 20-30% toe tussen augustus en januari. Het piekmaaggewicht komt overeen met de koudste periode (en dus een hoge energiebehoefte), terwijl in die periode de vetvoorraden veel minder worden aangesproken dan bij Kuifeenden. Blijkbaar wordt vrijwel alle energiebehoefte gedekt via de dagelijkse voedselconsumptie.

Brilduiker

Ook bij Brilduiker lijkt het maaggewicht wat groter tijdens de koudste maanden.

Figuur 26.

Veranderingen in maandelijks gemiddelde versgewichten van de maagspier. Een hoog maagspiergewicht (bij Kuifeend in oktober en november) suggereert een hoge dagelijkse voedselverwerkingscapaciteit (schelpen kraken). (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippellijnen juveniele vogels).



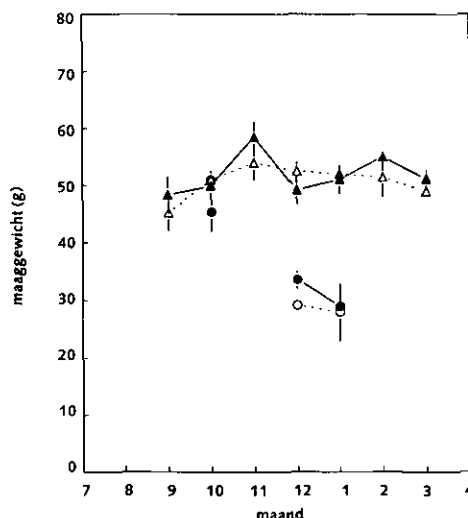
Tafeleend

Het gemiddelde maaggewicht van Tafeleenden is het hoogst in november en februari en in beduidend lager in december en januari. Dit verschil hangt samen met verschillen in dieet.

In december 1982 en januari 1983 werden veel Tafeleenden gevangen op het Markermeer, enkele kilometers ten noorden van Lelystad, die uitsluitend Chironomide-larven aten. De maaggewichten van deze Chironomiden-eters was aanzienlijk lager dan die van Driehoeksmossel-eters in dezelfde periode (Figuur 27 en 28). Het verloop van maaggewichten van de Driehoeksmossel-eters vertoont sterke overeenkomst met die van Kuifeenden, met de hoogste maaggewichten in november, dus tijdens de opvetperiode. Ook voor alleen de (mannelijke) Driehoeksmossel-eters was het maaggewicht in december en januari gemiddeld wat lager. In oktober werden ook Tafeleenden gevangen die Chironomiden aten; hun maaggewichten verschilden echter nauwelijks van die van de Driehoeksmossel-eters op dat moment. In Figuur 28 zijn de frequentieverdelingen van de Chironomiden- en Driehoeksmossel-eters in de midwinter geplot. Op dat moment zijn de maaggewichten van de Chironomiden-eters amper half zo groot als die van de Driehoeksmossel-eters (Student's t-toets, $P=0.000$). Er lijkt dus sprake van voedselspecialisme. Het is overigens niet zo dat beide groepen strikt gebonden zijn aan hun dieet: er werden ook Driehoeksmossels aangetroffen in kleine magen en Chironomiden in grote magen. Omschakeling van een Chironomiden-dieet naar Driehoeksmossels vereist echter een toename van het maaggewicht. Bij Kuifeenden in gevangenschap duurt het na een periode van een dieet op graan minstens 2 weken voordat de eenden voldoende Driehoeksmossels kunnen kraken om in de dagelijkse behoefte te voorzien (De Leeuw, eigen waarnemingen). De Chironomiden-eters (43 ♂♂, 11 ♀♀) verschilden in de winter ook in een aantal andere opzichten van hun mossel-krakende soortgenoten (54 ♂♂, 17 ♀♀).

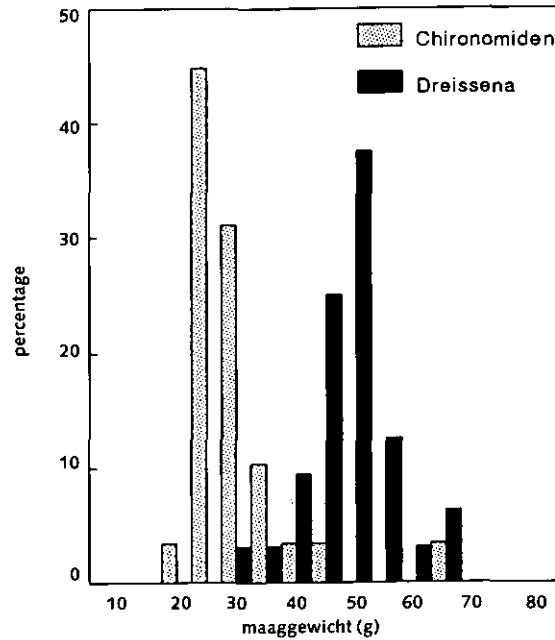
De verschillen werden met Student's t-toetsen getest. De snavelhoogte van Chironomiden-eters was groter (20.3 en 19.3 mm voor ♂♂ en ♀♀, resp.) dan die van Driehoeksmossel-eters (17.8 en 16.9 mm) ($P=0.000$). De snavellengtes waren echter gelijk. Ook vleugellengte, borstbeenlengte en borstspiergewicht verschilden niet.

Figuur 27.
Maagspiergewichten van Tafeleenden met Driehoeksmossels in de slokdarm (driehoekige symbolen) en Chironomide-larven in de slokdarm (ronde symbolen) (zwart ♂♂, wit ♀♀).



De Chironomiden-eters hadden echter een wat lager vetvrij drooggewicht (286 (♂) en 275 (♀) g) en een beduidend hoger vetgewicht (317 en 266 g) dan de mosselkrakers (resp. 306 en 291 g, en 257 en 226 g; alleen de mannetjes significant verschillend, $P=0.020$ en $P=0.000$, resp.). Jorde et al. (1995) vonden bij Canvasback ducks dat vogels die op een dieet werden gehouden van schelpdieren (Nonnetjes) minder snel konden opvetten (23 g/d) dan vogels die werden gevoerd met wortelstokken (32 g/d) of commercieel voer (42 g/d). Het grotere vetgewicht van de Chironomiden-eters zou dus het gevolg kunnen zijn van een netto efficiëntere voedselopname en vertering van Chironomiden dan van Driehoeksmossels.

Figuur 28.
Frequentieverdeling van maagspierge-
wichten van Chironomiden- en
Dreissena-etende Tafeleenden in
december en januari.



8 Voedselkeuze

8.1 Dieet

De prooikeuze van duikeenden is bepaald aan de hand van het aantal voedselitems dat in de slokdarmen werd aangetroffen. Er is onderscheid gemaakt tussen prooikeuze in het winterhalfjaar (november - maart) en de ruiperiode (augustus - oktober). Tabel 10 geeft een overzicht van de procentuele verdeling van alle aangetroffen prooisoorten per vogelsoort. Er wordt een breed spectrum aan voedseltypen genuttigd, variërend van schelpdieren (Bivalvia en Gastropoda), kleine kreeftachtigen (Crustacea), insecten (vooral muggenlarven) en wormen tot planten.

Winter

In het winterhalfjaar is *Dreissena* het stapelvoedsel van benthivoren. Bij Kuifeenden en Tafeleenden worden ook nog grote aantallen *Potamopyrgus*, *Pisidium* en *Ostracoda* aangetroffen. Dit zijn echter zeer kleine prooien (maximaal enkele millimeters) in vergelijking met *Dreissena* met een gemiddelde lengte van 10-20 mm (zie Figuur 32 v.v.). Als voedselbron (energiebron op gewichtsbasis) is *Dreissena* daarom veruit de belangrijkste prooi-soort in de winterperiode. De overige prooien gelden dan meer als aanvulling op het dieet. Opmerkelijk bij Tafeleenden is overigens een relatief groot aandeel Chironomide-larven, die door een selecte groep Tafeleenden wordt gegeten (zie ook 7.6 voor kenmerken van voedselspecialisme). Het aandeel van de belangrijkste prooisoorten in het dieet is uitgesplitst naar geslacht en leeftijdscategorie (jv, ad) wanneer voldoende vogels per groep voorhanden waren ($n > 15$) (Tabel 11). Bij Tafeleenden lijken de vrouwtjes relatief meer *Dreissena*, danwel Chironimide-larven te eten, terwijl de mannetjes daarnaast ook veel *Pisidia* en *Ostracoda* verwerken. Bij Kuifeenden lijken de juveniele vogels relatief wat meer *Dreissena* te eten dan de adulte. Toppereenden zijn uitgesproken *Dreissena*-eters. Dit geldt ook voor de mannelijke Brilduikers (zowel adult als juveniele vogels), terwijl de vrouwtjes meer geneigd zijn het dieet aan te vullen met andere prooien. Opmerkelijk is verder een Brilduiker die 10 spieringen (*Osmerus eperlanus*) (4.7-5.2 cm) heeft gegeten.

Nazomer

In de ruiperiode wordt nauwelijks *Dreissena* gegeten en bestaat het dieet in hoofdzaak uit kleine schelpdieren (*Potamopyrgus*, *Valvata*, *Pisidium*) en mosselkreeftjes (*Ostracoda*). Hierbij leggen duikeenden een enorme selectie-capaciteit aan de dag, gezien de enorme aantallen prooien die in de slokdarm aangetroffen kunnen worden. Als sprekend voorbeeld geldt een Kuifeend waarbij 130.000 *Ostracoda* (25 cc) in de slokdarm werden gevonden. Deze prooien leven in het sediment en moeten dus uit het sediment, temidden van grote aantallen dode schelpjes en schelpfragmenten, worden gezeefd. Dit geldt ook voor andere prooien die in Kuifeendeslokdarmen zijn gevonden, bijvoorbeeld maxima (per vogel) van respectievelijk 5000 *Potamopyrgus*, 15.000 *Pisidium*, 600 *Valvata*, 600 Chironomide-larven, 2600 *Tubifex*, 50 *Gammarus*, en 626 *Dreissena*. Van Anodonta is in de meeste gevallen de schelp lengte bepaald. Per vogel werd nooit meer dan 1 exemplaar aangetroffen. Bij Kuifeenden waren dat schelpen van resp. 8, 9, 10, 10, 11, 13, 13 en 18 mm, en bij Toppereenden 6, 15 en 25 mm.

Dit zijn dus vooral de eerstejaars Anodonta's. Verder werd bij Kuifeenden gewag gemaakt van een Valvata van 12 mm, een Viviparus van 26 mm, en resp. 200 en 800 Tubifex met lengtes van 4-7 mm.

Tabel 10.
Dieet in de rui-periode (augustus-oktober) en de wintermaanden (november - maart) in percentages van het aantal voedselitems aangetroffen in de slokdarmen (n is aantal vogels; vogels met lege magen zijn buiten beschouwing gelaten).

	rui			winter							
	Tafe	Kuif	Topp	Tafe	Kuif	Topp	Eide	ZwZe	GrZe	Bril	Meer
n	48	943	66	95	663	1424	1	10	2	314	2
<i>Bivalvia</i>											
Dreissena	3.9	0.7	10.2	23.9	38.6	97.9	100	64.7	100	86.4	100
Anodonta		0.0	0.0	0.0	0.0						
Unio	0.0										
Cardium		0.0									
Macoma			0.0								
Sphaerium		0.0	0.0	0.1	0.0						
Pisidium	7.9	17.6	47.9	35.8	33.9	1.7		35.3		9.0	
<i>Gastropoda</i>											
Potamopyrgus	14.7	2.6	22.5	1.6	17.8	0.4				1.2	
Bithynia		0.0	0.0		0.0						
Valvata	5.3	1.2	2.3	0.1	0.5	0.0				1.2	
Physa						0.0					
Lymnaea		0.0			0.0	0.0					
Viviparus		0.0	0.0								
<i>Crustacea</i>											
Ostracoda	59.8	76.6	16.9	25.5	9.1					0.4	
Gammarus	0.2	0.0	0.0		0.1	0.0				0.1	
<i>Insecta</i>											
Chironomidae	8.2	0.1		13.0	0.1					0.1	
Chir. imago		0.0									
Trichoptera		0.0									
Formicidae		0.0									
<i>Oligochaeta</i>											
Tubifex		1.2	0.0							0.1	
<i>Pisces</i>											
Osmerus										0.3	
<i>Chlorophyta</i>		0.0									
<i>Macrophyta</i>											
Elodea		0.0									
ongedet.		0.0									

Tabel 11.

Dieet van duikeenden in het winter halfjaar (november - maart) per geslacht en leeftijdscategorie (leeftijdscategorieën met minder dan 15 vogels zijn buiten beschouwing gelaten).

	Tafeleend		Kuifeend				Toppereend				Brilduiker			
	M V		M V		M V		M V		M V		M V		M V	
	AD	AD	AD	JV	AD	JV	AD	JV	AD	JV	AD	JV	AD	JV
<i>n</i>	67	23	340	69	147	76	684	88	517	105	112	28	123	48
<i>Dreissena</i>	19.9	65.7	31.9	67.7	40.7	62.8	98.5	99.5	97.4	94.6	97.3	98.0	76.4	89.4
<i>Potamopyrgus</i>	1.8	0.2	19.4	16.0	16.0	13.8	0.4		0.2	1.6		1.4	2.25	0.7
<i>Valvata</i>	0.0	0.6	0.6	0.3	0.2	0.5	0.0	0.2					2.7	
<i>Pisidium</i>	39.3	2.1	38.6	13.5	28.2	22.8	1.0	0.3	2.4	3.5	1.5	0.7	18.4	
<i>Ostracoda</i>	27.5	7.5	9.3	2.5	14.5						1.2			0.2
<i>Chir.larven</i>	11.6	23.9	0.1		0.2									0.8
<i>Tubifex</i>														0.8
<i>Gammarus</i>			0.0		0.2	0.1			0.0	0.3			0.2	8.2

Bij Kuifeenden, de talrijkste ruier, zijn de verschuivingen in het dieet in de loop van de rui-periode (in decaden vanaf 1 augustus) weergegeven in Tabel 12. In augustus zijn *Ostracoda* en *Pisidium* de meest gegeten prooien, later neemt het aandeel *Ostracoda* af en het aandeel *Potamopyrgus* toe. Ook wordt *Dreissena* dan frequenter gegeten. Deze verschuiving houdt mogelijk verband met verplaatsing van duikeenden van zavelige naar meer zandiger bodems (Van der Kamp et al. in prep).

Ook in de loop van de 80-er jaren is een lichte verschuiving in dieet waarneembaar. Het aandeel *Pisidium* en *Valvata* lijkt in latere jaren minder dan in het begin van de jaren 80, terwijl het aandeel *Potamopyrgus* lijkt toe te nemen. Het aantal *Ostracoda* in het dieet fluctueert sterk, maar is doorgaans groot.

Tabel 12.

Verschuiving van het dieet van Kuifeend over de ruiperiode in decaden vanaf 1 augustus. Aantalspercentages van alleen de hoofdvoedselitems (>1% van het totaal aantal) is opgenomen.

	1	2	3	4	5	6	7+8+9
<i>n</i>	214	349	112	40	144	17	67
<i>Dreissena</i>	0.0	0.1	0.9	4.5	7.1	49.3	64.4
<i>Potamopyrgus</i>	1.4	1.5	10.3	5.8	12.9	21.4	13.5
<i>Valvata</i>	2.1	0.5	1.9	4.8	3.1	9.4	2.0
<i>Pisidium</i>	35.0	9.4	26.5	23.4	17.0	18.4	20.1
<i>Ostracoda</i>	61.3	87.9	56.5	61.4	59.9	1.5	7.8
<i>Chir. Tubifex</i>	0.1	0.6	3.9	0.1	0.0		

Tabel 13.

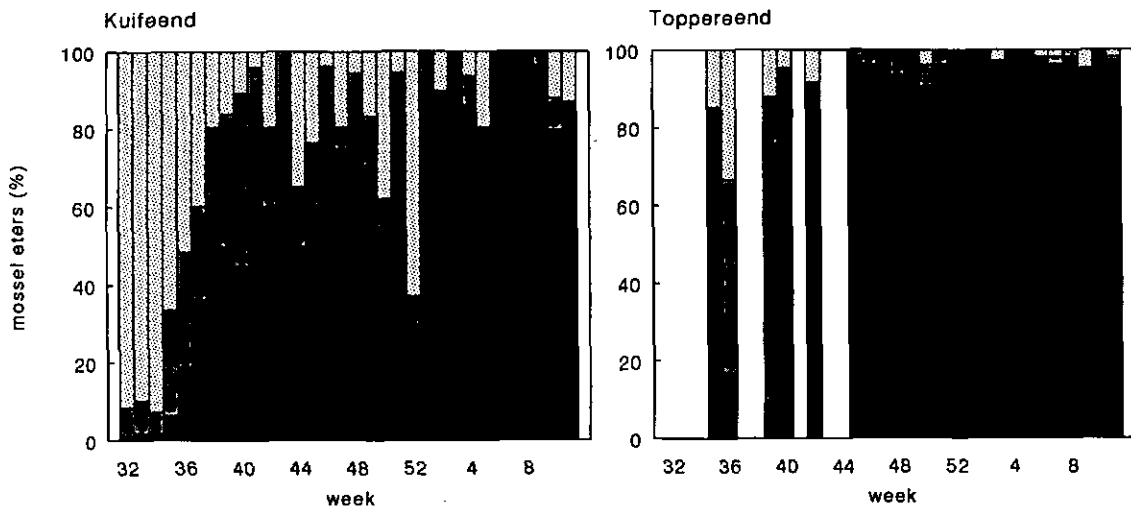
Dieet van Kuifeend in de ruiperiode (augustus en september) in de 80-er jaren. Aantalspercentages van hoofdvoedselitems (>1% van het totaal aantal) zijn gegeven.

	80	81	82	83	84	85	86
<i>n</i>	131	221	243	61	61	178	48
<i>Dreissena</i>	16.7	0.1	0.1	7.4	4.7	0.1	51.5
<i>Potamopyrgus</i>	17.2	1.6	1.0	8.9	28.0	2.5	17.5
<i>Valvata</i>	28.9	1.6	0.6	0.3	0.9	0.6	2.2
<i>Pisidium</i>	37.1	23.7	52.7	11.2	6.8	4.1	28.5
<i>Ostracoda</i>	0.0	72.7	45.6	72.2	59.6	91.7	0.2
<i>Chir. Tubifex</i>	0.1	0.3	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0

De verschuiving van het dieet op kleine prooien gedurende de rui naar een dieet van Driehoeksmossels in de winter verloopt geleidelijk, zoals blijkt uit het aandeel vogels in de populatie Kuifeenden en Toppereenden dat per week gevangen is met Driehoeksmossels, danwel andere prooien in de slokdarm (Figuur 29). Hoewel Toppereenden geheel overschakelen op

Driehoeksmossels blijven Kuifeenden ook andere prooien eten. Dit kan zowel op een gevarieerd dieet wijzen (zie ook het percentage vogels dat zowel Driehoeksmossels als andere prooien in de slokdarm had) als op voedselspecialisatie, dat wil zeggen dat een deel van de vogels andere prooien verkiest boven Driehoeksmossels. Hierbij kan nog worden opgemerkt dat het percentage vogels met een gemengd dieet geen verband lijkt te houden met het percentage vogels dat alleen Driehoeksmossels had verorberd. Hier speelt echter weer het probleem dat van elke vogel slechts een momentopname wordt gemaakt van de voedselopname van waarschijnlijk maximaal het laatste half uur fourageren, omdat in dat tijdsbestek de slokdarm wordt gelegeerd (De Leeuw, ongepubliceerd).

Figuur 29. Percentage Kuifeenden en Topper-eenden met uitsluitend Driehoeksmossels in de slokdarm (zwart), gemengd dieet (donker grijs) of ander voedsel dan Dreissena in de slokdarm (licht gestippeld) per week.



8.2 Waarom geen Driehoeksmossels in de ruiperiode?

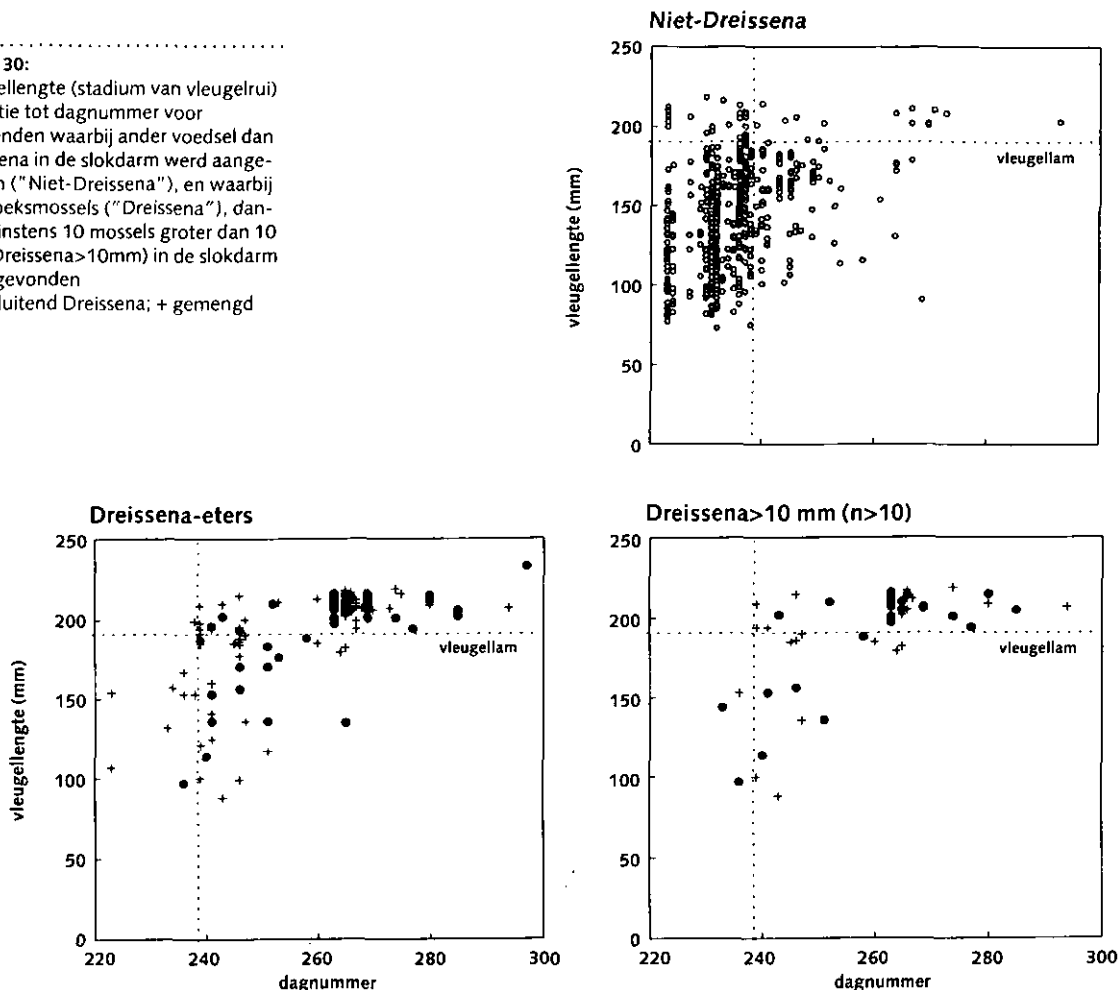
Voor de aanmaak van nieuwe veren zijn specifieke nutriënten nodig. Veren bevatten veel eiwitten met zwavelbruggen en zwavel wordt wel genoemd als een nutriënt waar ruiende vogels in het bijzonder behoefte aan kunnen hebben. Het is niet bekend of in Driehoeksmossels het zwavelgehalte lager is dan in andere prooien zoals Potamopyrgus, Pisidium en Ostracoden die zeer geliefd zijn bij de ruiers.

Een andere mogelijkheid is dat Driehoeksmossels in de ruiperiode slecht eetbaar zijn, bijvoorbeeld omdat ze in slechte conditie zijn direct na de reproductie, of omdat de mossels in die perioden voor duikeenden onsmakelijke algen uit het water filteren (van sommige blauwwieren is bekend dat ze onaangenaam zijn of zelfs toxisch).

In het geval van specifieke nutriënten mag verwacht worden dat het afwijzen van Driehoeksmossels gerelateerd is aan het rui-stadium (ofwel de

Figuur 30:

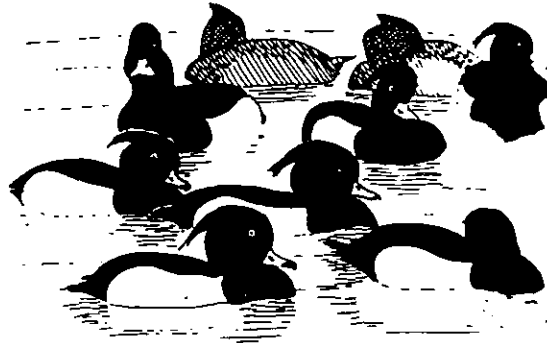
Vleugellengte (stadium van vleugelrui) in relatie tot dagnummer voor Kuifeenden waarbij ander voedsel dan Dreissena in de slokdarm werd aangetroffen ("Niet-Dreissena"), en waarbij Driehoeksmossels ("Dreissena"), dan wel minstens 10 mossels groter dan 10 mm ($Dreissena > 10\text{ mm}$) in de slokdarm werd gevonden (• uitsluitend Dreissena; + gemengd dieet).



behoefte). In het andere geval (iets-mis-met-de-mossel-hypothese), is het afwijzen van Driehoeksmossels niet gerelateerd aan het al of niet ruien, maar aan een bepaalde periode. Door de grote variatie in rui-stadia is het mogelijke beide verwachtingen te toetsen door de vleugellengte (als maat voor het stadium van de vleugelrui) uit te zetten tegen de tijd (augustus tot oktober). In Figuur 30 is dit gedaan voor Kuifeenden waarbij ander voedsel dan *Dreissena* in de slokdarm werd aangetroffen (*Niet-Dreissena*) en bij eenden die Driehoeksmossels hadden gegeten. Verondersteld is dat Kuifeenden met een vleugellengte van minder dan 190 mm zeker nog in de rui waren en nutriënt-behoefstig.

Uit Figuur 30 blijkt dat vóór dag 138 vrijwel geen Driehoeksmossels werden gegeten, zowel door vogels met groeiende pennen als vogels met volgroeide vleugels. Daarna echter werden relatief veel Driehoeksmossel-eters gevangen, zowel ruiers als niet-ruiers. Ook Driehoeksmossels groter dan 10 mm werden met regelmaat gegeten (meer dan 10 mossels per slokdarm), ook door ruiers. Ruiende Kuifeenden kunnen dus wel degelijk Driehoeksmossels eten. De vrij scherpe scheiding in de tijd doet vermoeden dat tot de derde week van augustus er toch iets mis is met de mossel in die periode. Eén van die dingen die mis zouden kunnen zijn is dat Driehoeksmossels juist in augustus weinig zwavelhoudende eiwitten (of andere noodzakelijke nutriënten) missen, waarmee beide hypothesen elkaar dus niet uit sluiten.

Het zou zeer de moeite waard zijn de conditie van Driehoeksmossels in deze periode te onderzoeken, zeker die mossels die zich dat jaar reproduceerden, en na te gaan of in deze periode een type alg veelvuldig voorkomt die de mossel onaantrekkelijk maakt voor duikeenden. Driehoeksmossels komen in deze perioden in elk geval in grote dichtheden voor en lijken ten opzichte van de andere prooien veel vlees te bevatten. Twijfelachtig is of de kleine rui-prooien voldoende voedingswaarde bevatten voor duikeenden om rond te komen. In augustus arriveren Kuifeenden met enorme vetvoorraden (vergelijkbaar met die in de midwinterperiode) en neemt de vetvoorraad gemiddeld over de populatie af. Dit wijst erop dat de vogels gedurende de vleugelryi interen op hun vet.

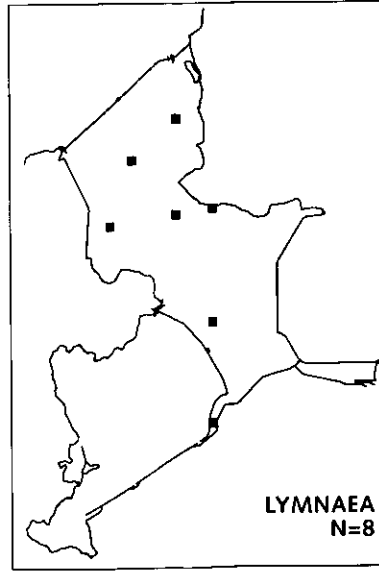
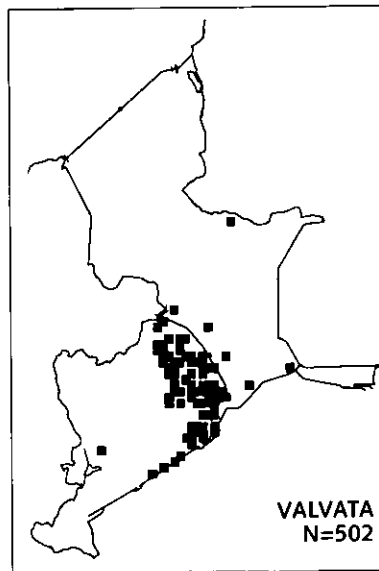
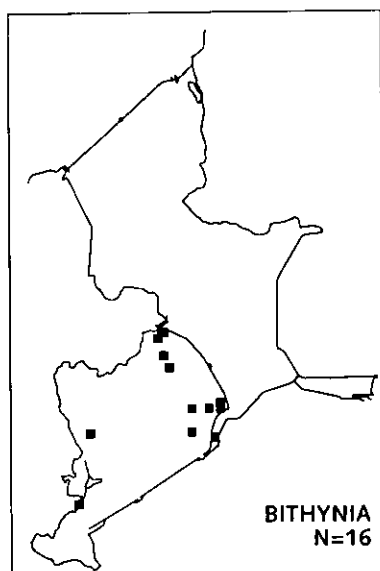
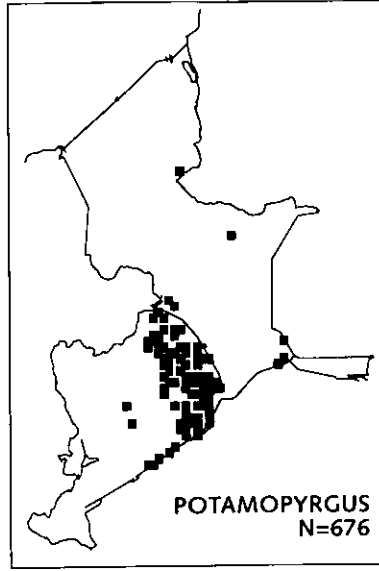
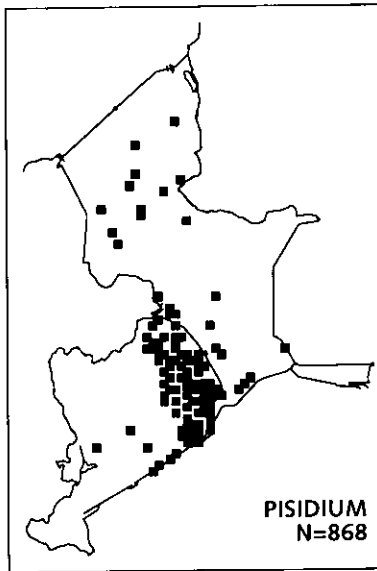
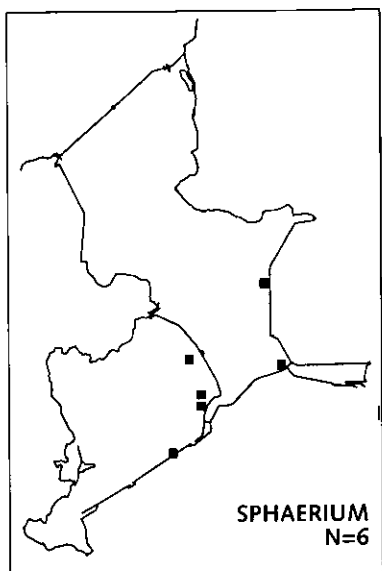
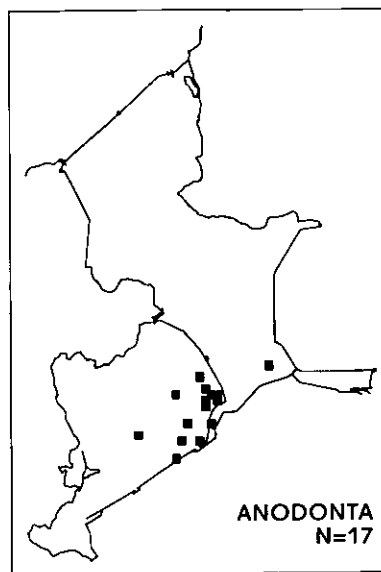
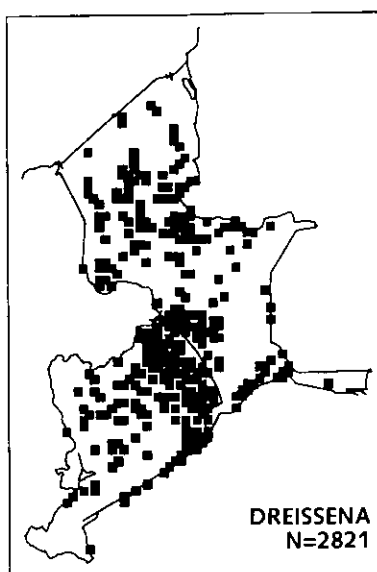


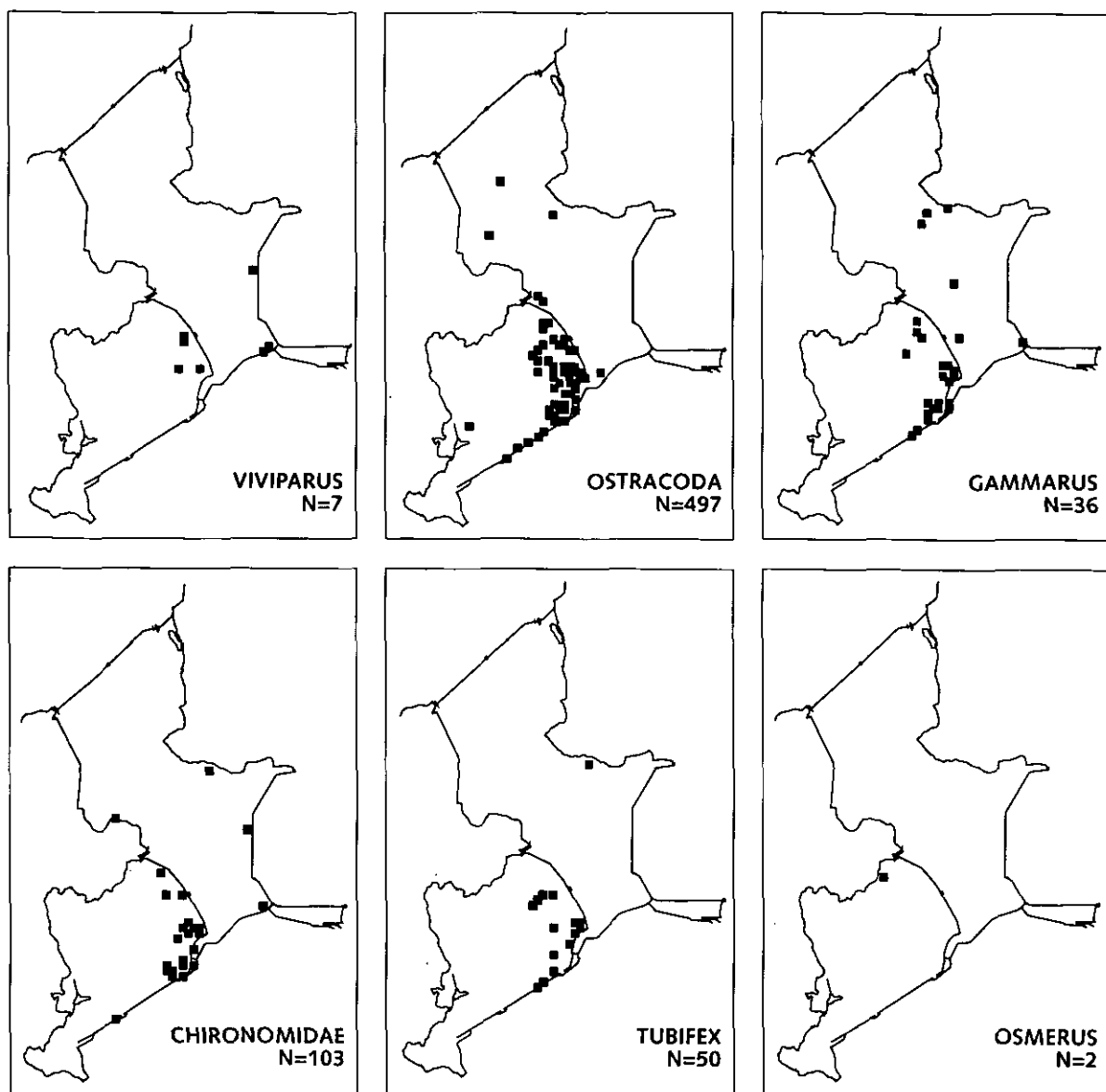
8.3 Verspreiding van de prooien

In hoofdstuk 4.2 is reeds aan de orde geweest hoe duikeenden in de loop van de winter zich over het IJsselmeergebied verspreiden. In voorgaande is ook reeds besproken dat het dieet aan verandering onderhevig is en samen kan hangen met de verspreiding van de eenden. Aan de hand van de locaties van verdrongen eenden en het voedsel in de slokdarm bij de vangst is een reconstructie van de verspreiding van de prooien gemaakt (Figuur 31). De verspreidingskaartjes geven een indicatie van waar duikeenden (bij voorkeur) bepaalde prooien bemachtigen (meer dan een indicatie van de werkelijke verspreiding van de prooien). Wederom moet rekening worden gehouden met een enigszins vertekend beeld als gevolg van visserij-activiteiten. Driehoeksmossels worden over het hele gebied gevangen. In het oostelijk Markermeer werden veel Driehoeksmossels bemachtigd. Ten zuiden van Enkhuisen was in de tachtiger jaren een belangrijk mosselgebied gelegen (zie ook de verspreiding van Toppereenden in de wintermaanden), die aan het eind van de jaren 80 verdwenen is. In het zuidoostelijk deel van het Markermeer werden regelmatig mossels gevangen, hoewel volgens bemonsteringen de Driehoeksmossel daar schaars was (Van Eerden & bij de Vaate 1984). Het langdurig verblijf van duikeenden in dat gebied is er waarschijnlijk debet aan dat met zekere regelmaat en misschien min of meer toevallig Driehoeksmossels worden gegeten. Ook *Anodonta* wordt in hoofdzaak in het zuidoostelijk Markermeer gegeten. *Pisidium* is voornamelijk geassocieerd met het ruigebied (oostelijk Markermeer) maar wordt verspreid over het hele gebied genuttigd. *Valvata*, *Potamopyrgus* en *Ostracoda* zijn de prooi-soorten bij uitstek in de rui-periode, hetgeen zich aftekent in de verspreiding in het oostelijk Markermeer. *Lymnaea* is verspreid over het IJsselmeer gevangen. Opmerkelijk tenslotte aan de vangsten van Chironomiden is dat de verspreiding beperkt lijkt tot de kustzones.

Figuur 31:

Verspreiding van prooien van in visnetten verdronken duikeenden in het IJsselmeergebied. In de ruiperiode concentreren vooral Kuifeenden zich in het oostelijk Markermeer (zie *Pisidium*, *Potamopyrgus*, *Valvata*, *Ostracoda*), in de winter is de verspreiding van duikeenden veel groter (zie *Dreissena*).



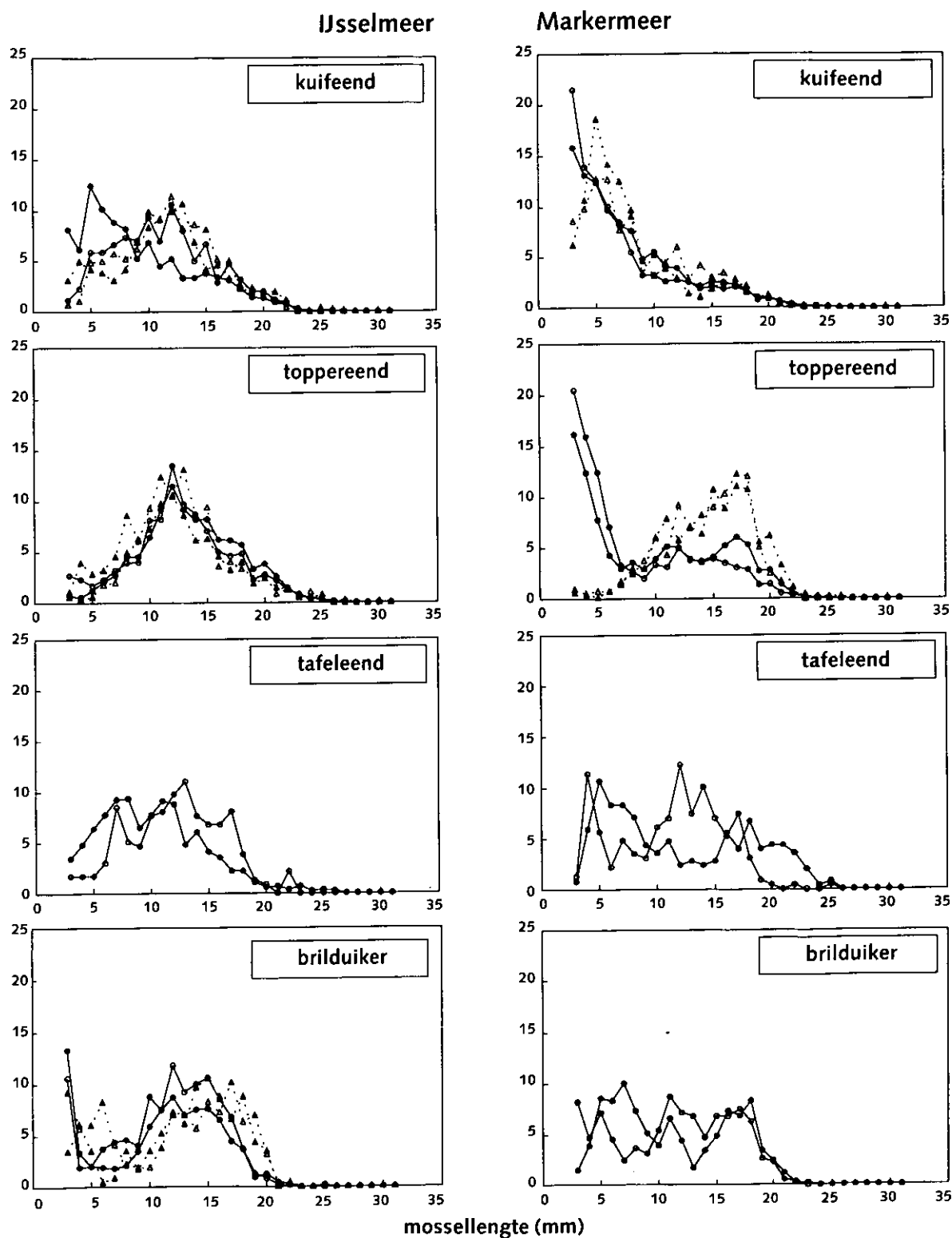


8.4 Grootte-selectie van Dreissena

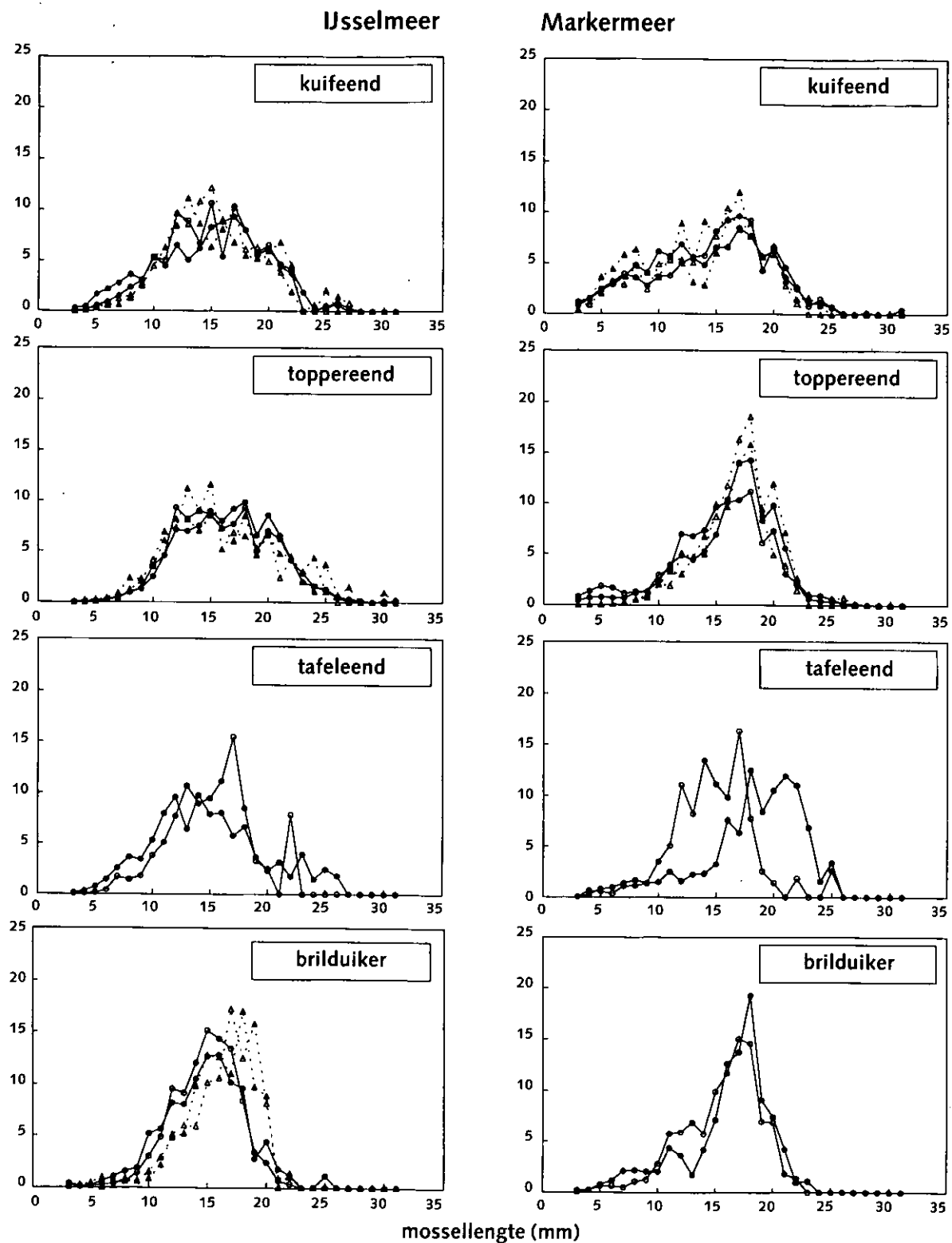
Driehoeksmosselen zijn plaatselijk in het IJsselmeergebied zeer talrijk en kunnen 'mosselbanken' vormen. Deze bestaan uit verschillende generaties mosselen, voornamelijk een- en tweejarige mossels, en nauwelijks mossels ouder dan 3 jaar. De lengteverdeling van de mosselschelpen varieert sterk en is afhankelijk van de groei en de regeneratie van de lokale mosselpopulatie. De groei van mossels is beschreven door Bij de Vaate (1990). Leeftijdsklassen kunnen worden onderscheiden in: mosselbroed (mossels < 5 mm), aan het eind van het eerste jaar tot 12 mm, tweede jaars mossels tot ca 18-20 mm, en boven de 20 mm derdejaars en oudere mosselen. Driehoeksmossels in het IJsselmeer zijn gemiddeld groter en groeien sneller dan in het Markermeer. Duikeenden slikken de mosselen in hun geheel door, waarbij de kleinere mosselen sneller opgenomen kunnen worden dan grotere (De Leeuw & Van Eerden 1992). De hoge dichtheid en grote variatie in lengte-aanbod maken het mogelijk dat duikeenden zouden kunnen

Figuur 32.

Lengte-frequentie verdelingen van het aantal aangetroffen Driehoeksmossels in de slokdarmen van duikeenden gevangen in het IJsselmeer en Markermeer in de periode november-maart (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippellijnen juveniele vogels).



Figuur 33.
Lengte-frequentie verdelingen van het
versgewicht Driehoeksmossels aange-
troffen in slokdarmen van duikeenden
gevangen in het IJsselmeer en Marker-
meer in de periode november-maart
(zie Fig. 32).



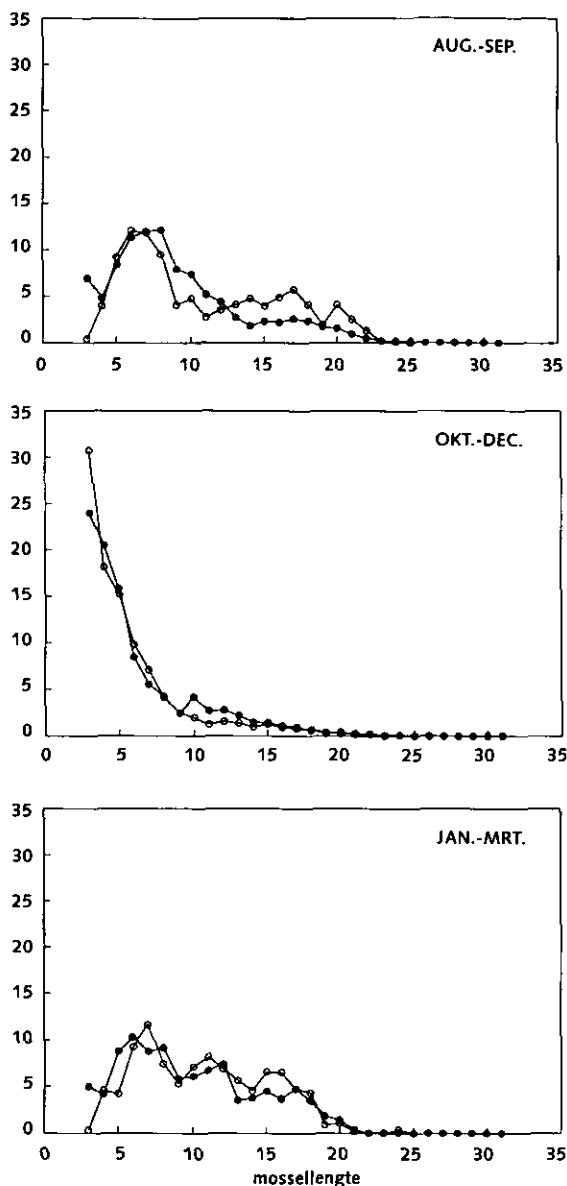
selecteren op de voor hen meest gunstige mossellengte. Behalve de opnam snelheid speelt ook de energie-inhoud een rol. Deze is groter voor grotere mosselen, maar de verhouding tussen het vleesgewicht en het schelpgewicht is gunstiger voor de kleinere mosselen.

De lengtefrequentie-verdelingen van de mosselen aangetroffen in de slokdarmen kunnen aanwijzingen geven welke grootteklassen van belang zijn voor de verschillende groepen duikeenden. In Figuur 32 zijn de lengte-frequentie verdelingen weergegeven voor de verschillende leeftijdsgroepen, sexen en soorten opgesplitst naar IJsselmeer en Markermeer. Alleen groepen waarbinnen het totaal aantal gemeten mosselen minimaal 200 bedroeg zijn gepresenteerd. Verschillen in verdelingen werden getoetst met een Kolmogorov-Smirnov 2-sample test. Alle gepresenteerde verdelingen bleken significant van elkaar te verschillen. Niet significant verschilden juv. ♂ en juv. ♀ Toppereend (Markermeer) en bij Kuifeend (IJsselmeer) juv. ♂ en resp. adulte en juveniele ♀. In de meeste soorten blijkt inderdaad dat in het Markermeer meer kleinere mosselen worden gegeten dan in het IJsselmeer. Ondanks het feit dat mannetjes wat groter zijn dan vrouwtjes en adulte vogels iets groter dan juveniele (zie hoofdstuk 5) komen deze verschillen niet tot uiting in lengteverdelingen van gegeten Driehoeksmossels. De grote verschillen in verdelingen kunnen echter veeleer het gevolg zijn van locale verschillen in aanbod (populatie-opbouw, periode in het seizoen) dan van verschillen in keuze door de eenden. Bovendien worden de verdelingen sterk bepaald door de aanwezigheid van mosselbroed in de populatie. Het gewicht van de mossels zegt echter meer over welke lengtes van belang zijn voor de energie-voorziening. Daarom zijn de lengte/frequentie-verdelingen omgerekend naar het versgewicht van de mossels via de relatie $\ln(\text{versgewicht}, g) = \ln(\text{schellengte}, \text{mm}) \times 2.548 - 7.46$ (zie Figuur 33). Alle 4 soorten duikeenden eten Driehoeksmossels uit de hele lengtereeks. In het IJsselmeer zijn kleine verschillen tussen soorten waar te nemen. Bij Toppereend is verdeling het breedst en worden nog mossels groter dan 25 mm gegeten. Kuifeenden eten nauwelijks mossels groter dan 22 mm en Brilduikers eten zelden mossels groter dan 20 mm. Bij Tafeleenden is geen duidelijke bovengrens aan te geven. In het Markermeer worden gemiddeld kleinere mossels gegeten en blijkt ook weer dat Brilduikers nauwelijks mossels groter dan 20 mm eten, terwijl Kuifeend en Toppereend dat wel regelmatig doen. Ook in het Markermeer zijn het de Toppereenden die gemiddeld wat grotere mossels eten. Zowel bij adulte Kuifeenden als adulte Toppereenden zit veel mosselbroed in het dieet. Het is niet waarschijnlijk dat die bewust geselecteerd worden, maar gezien de brede range van geconsumeerde mossels, eerder 'bijvangst'. Het mosselbroed hecht zich aan kluitjes oudere mossels. Wellicht eten adulte Kuif- en Toppereenden meer groepjes mossels tegelijk dan dat ze individuele mossels selecteren. Vooral in slokdarmen van Toppereenden werden 'trosjes' mossels gevonden die nog met byssusdraden aan elkaar gehecht zaten. Bij Brilduikers werden veel minder kleine mossels aangetroffen. Dit kan er op wijzen dat Brilduikers selectiever zijn dan Kuif- en Toppereenden, zowel wat betreft hun bovengrens als de ondergrens van bemachtigde mossel-lengtes. Zonder de precieze verdeling van mossels op een bepaald moment en een bepaalde locatie te kennen is het echter bijzonder moeilijk om aanwijzingen voor grootselectie te vinden. Proeven met Kuifeenden die in gevangenschap naar Driehoeksmossels doken illustreerden dat Kuifeenden een soort bovengrens selecteren van de mossellengte. Alle mossels kleiner dan die drempelwaarde worden dan gegeten (De Leeuw & van Eerden 1992). Toppereenden lijken dezelfde strategie te hanteren maar kiezen een hogere bovengrens.

Markermeer

Figuur 34.

Lengte-frequentie verdelingen van het aantal aangetroffen Driehoeksmossels in de slokdarmen van adulte Kuifeenden gevangen in het Markermeer in de ruiperiode (augustus-september), de vroege winter (oktober-december) en late winter (januari-maart) (zwart ♂♂, wit ♀♀).



Omdat de mosselpopulatie in de loop van de winter steeds verder uitdunt als gevolg van predatie en sterfte, verandert het mosselaanbod ook. De lengteverdelingen van mossels in verschillende perioden kunnen een aanwijzing geven voor veranderingen in aanbod en selectie. In Figuur 34 is voor adulte Kuifeenden in de nazomer, de vroege winter en late winter de lengteverdeling weergegeven. In de periode oktober-december werd zeer veel mosselbroed gegeten. De verdeling wijkt sterk af van de ruiperiode en de late winter. Het is niet duidelijk of dit te maken heeft met een bewuste strategie van de eenden of een sterke (late) broedval in die periode of een reflectie van lokale variaties (ofwel een vangstartefact).

In het IJsselmeer komen zowel Kuif- als Toppereend in redelijke aantallen voor gedurende de winter. Om effecten van lokale verschillen in dichtheid en grootte-verdeling te reduceren is alleen gekeken naar de vogels die gevangen zijn op een diepte tussen 3 en 4 meter, de diepte die blijkens predatie-metingen aan Driehoeksmossels het meest wordt bezocht door duikeenden. In Figuur 35 en 36 zijn de lengteverdelingen op resp. aantalsbasis

en gewichtsbasis weergegeven van Driehoeksmossels aangetroffen in adulte Kuifeenden en Toppereenden. Er is geen duidelijke seizoenstrend waar te nemen. Bij Kuifeenden werden in januari wat kleinere mossels gevonden dan in de periode ervoor en erna. Ook in deze gegevensset eten Kuifeenden nauwelijks mossels groter dan 22 mm, terwijl Toppereenden minder onderscheid maken. De gemiddelde mossellengte in het dieet (zowel op aantals- als gewichtsbasis) voor Kuifeenden en Toppereenden is per geslacht en leeftijdsgroep samengevat in Tabel 14. Adulte vogels eten gemiddeld grotere mossels dan juvenielen. Verschillen in perioden zijn weliswaar significant (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$), maar tonen geen eenduidige trends.

Tabel 14.

Gemiddelde lengte van Driehoeksmossels aangetroffen in de slokdarmen van Kuifeenden en Toppereenden in het IJsselmeer op een diepte tussen 3 en 4 meter in de periode november-maart. Het gemiddelde en het aantal mossels per frequentieverdeling zijn gegeven en het gemiddelde op basis van het versgewicht van de mossels (vers) berekend aan de lengte van de mossels (l) volgens de relatie: $\ln(\text{vers}) = 2.5483 \cdot \ln(l) - 7.4601$. * geeft significante verschillen tussen perioden aan (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$).

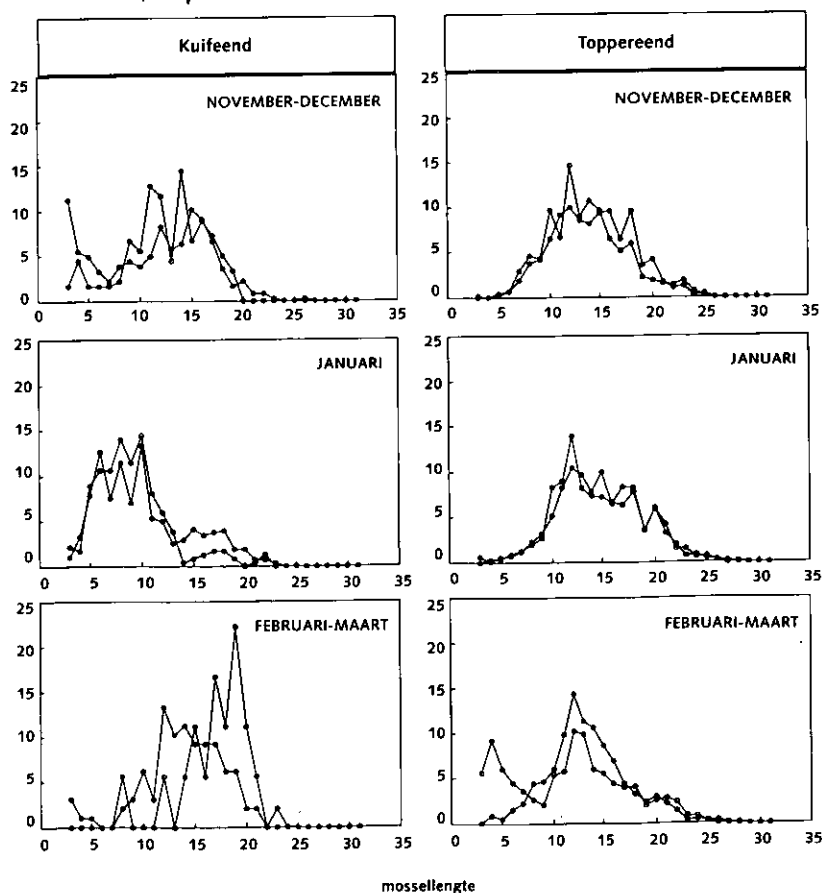
soort	sex	lft	n ¹	aantalsgemiddelde			gewichtsgemiddelde		
				nov.-dec.	jan.	feb.-mrt.	nov.-dec.	jan.	feb.-mrt.
Kuifeend	M	AD	364,588,98	11.4 *	10.2 *	14.0	15.8	14.9	16.4
		JV	77,67,9	10.0 *	12.3 *	13.9	16.7	15.2	15.8
	V	AD	180,236,18	13.5 *	9.2 *	16.9	15.8	13.1	18.1
		JV	143,274,21	13.6 *	10.5 *	13.6	15.8	15.0	15.6
Topper	M	AD	482,1699,887	14.2 *	14.7 *	13.4	16.6	17.3	16.2
		JV	64,165,102	14.3 *	13.7 *	12.3	16.6	17.1	18.1
	V	AD	590,1015,912	13.6 *	14.5 *	11.6	16.2	17.3	16.7
		JV	67,160,114	12.8 *	14.3 *	14.8	15.8	17.7	17.8

1) aantal mossels per periode

Figuur 35.

Lengte-frequentie verdelingen van het aantal aangetroffen Driehoeksmossels in de slokdarmen van adulte Kuifeenden en Toppereenden gevangen in het IJsselmeer op een diepte tussen 3 en 4m in drie opeenvolgende perioden in de winter (zwart ♂♂, wit ♀♀).

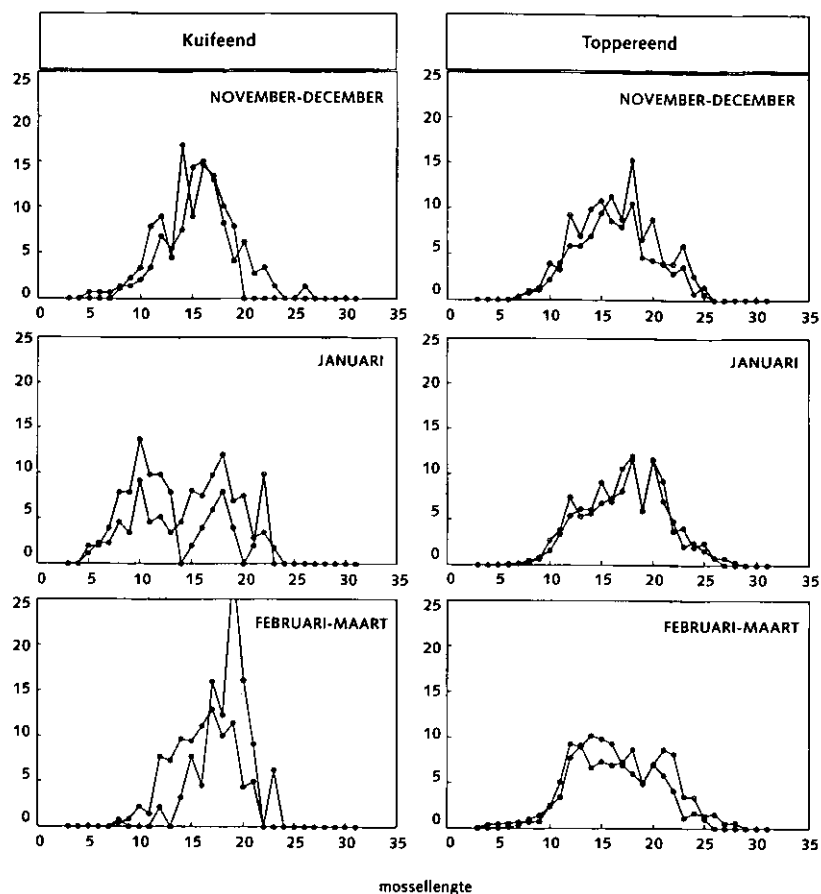
IJsselmeer, diepte 3-4m.



IJsselmeer, diepte 3-4m.

Figuur 36.

Als Figuur 35 lengte-frequentieverdelingen van versgewicht van Driehoeksmossels.



8.5 Slokdarmvulling en fourageersucces

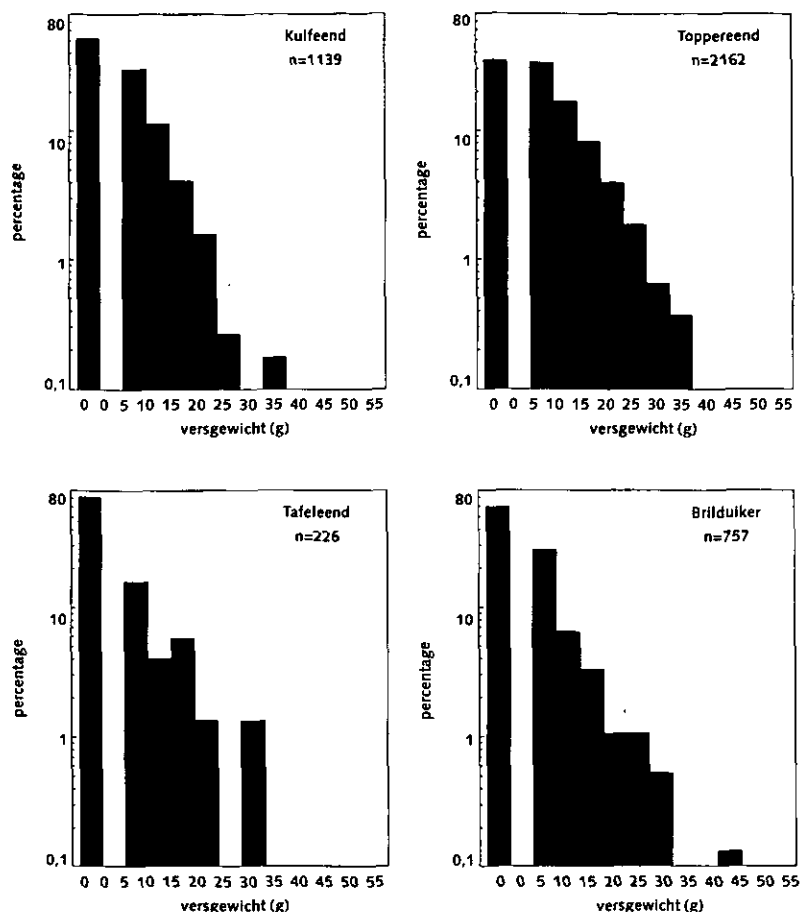
De duikeenden zullen in de meeste gevallen gevangen zijn wanneer ze actief op zoek waren naar voedsel op de bodem van het meer. Dat kan zijn op het moment dat ze een voorgaande maaltijd hebben verwerkt en 'leeg' zijn of wanneer ze al bijna vol zijn. Uit proeven met eenden in gevangenschap is gebleken dat eenden korte series duiken maken (vaak 5 tot 10 achter elkaar) gevolgd door een langere rustpauze van 10-15 minuten (De Leeuw & van Eerden, in voorbereiding). Gedurende die rustpauzes worden waarschijnlijk de mossels gekraakt die zich in de slokdarm hebben opgehoopt. Naar schatting worden zo dagelijks 50-100 'maaltijden' genuttigd. De kans dat een vogel met een (vrijwel) volle slokdarm wordt gevangen is echter aanzienlijk kleiner dan de kans dat een vogel met een lege of vrijwel lege slokdarm wordt gevangen. Deze kansverdeling hangt grotendeels af van de kans om een geschikte voedselbron te treffen (N.B. Duikeenden fourageren 's nachts en moeten hun prooi op de tast vinden!) en de manier van fourageren. In onderstaande wordt uiteengezet hoe zo'n kansverdeling tot stand kan komen en in hoeverre daaruit iets gezegd kan worden over de dichtheid aan prooien of over de manier van voedselzoeken. De analyses zijn uitsluitend uitgevoerd met vogels die Driehoeksmossels aten (of dat met grote waarschijnlijkheid van plan waren), omdat een groot aantal slokdarmvullingen (en dus vogels) nodig is om een betrouwbare kansverdeling te construeren.

De kansverdeling

Wanneer (1) het voedsel op de bodem zou bestaan uit een homogeen verdeelde populatie prooien met een onderling verwaarloosbare afstand tussen een item en de directe burens (i.e. elke seconde dat de eend op de bodem spendeert is succesvol), (2) wanneer de opnamesnelheid onafhankelijk is van het aantal reeds ingeslikte prooien, (3) alle prooien onder water ingeslikt worden, (4) de maaltijdgrootte niet varieert, (5) wanneer de eend gedurende het voedselzoeken voortdurend dezelfde horizontale verplaatsingssnelheid heeft (en daarmee de kans om een net te ontmoeten constant is), (6) alle individuen exact dezelfde manier en efficiëntie van fourageren hanteren en (7) de vangkans van een individu ten opzichte van de populatie verwaarloosbaar klein is, dan is de verwachting dat de verdeling van slokdarmvullingen in de gevangen populatie uniform is, met een maximum bij de maximale slokdarmvulling. De omslachtige formulering suggereert al dat dit nooit het geval zal zijn. Sterker nog: elke aberratie in al deze premissen zal de verdeling schever maken in de richting van de lege slokdarmen. De werkelijke kansverdeling is niet te berekenen, maar een intuïtieve benadering van factoren, die tot een scheve kansverdeling leiden, kan wel gegeven worden. Ten eerste is de verdeling van de prooien niet homogeen. Wanneer een eend duikt naar een plek zonder geschikte prooi, zal de vogel tastend over de bodem op zoek gaan naar bijvoorbeeld een kluitje mossels. Naarmate de trefkans op mossels lager is, is de kans groter gevangen te worden met een nog lege slokdarm. Wanneer de vogel echter op een mosselbank zou stuiten, zou nauwelijks verder gezocht hoeven worden. Regelmatig moet een eend naar het oppervlak om te ademen, maar wanneer min of meer loodrecht van en naar het oppervlak wordt gedoken is de kans een net tegen te komen veel kleiner dan bij het horizontaal over de bodem zoeken ('search-diving' versus 'spot-diving'). Duikeenden slikken niet alle mossels onder water door, maar nemen ook kluitjes in de snavel mee naar het oppervlak. De verdeling is daardoor enigszins discreet: op zoek naar een kluitje loopt de vogel de kans in een net te belanden, bij het vinden van een geschikte kluit keert de eend terug naar het oppervlak. Als een reeks duiken matig succesvol uitpakt, zal een eend waarschijnlijk niet eindeloos door duiken tot de slokdarm vol is, maar eerst de reeds gevonden mossels verwerken (en bijkomen van de reeks duiken), en met een lege slokdarm opnieuw (zo mogelijk elders) gaan duiken. Zonder verdere mogelijkheden te bespreken zal duidelijk zijn dat stochasticiteit van de voedselverdeling en het relatieve succes van een individu in hoge mate bijdragen tot een scheve verdeling. De exacte vorm van de verdeling is niet te voorspellen.

In Figuur 37 zijn de verdelingen van slokdarmvullingen (in versgewicht mossels, zie 8.4) *gepresenteerd voor duikeenden in de periode dat vrijwel uitsluitend Driehoeksmossels worden gegeten (november-maart)*. Locaties waar met grote waarschijnlijkheid andere prooien worden gegeten zijn buiten beschouwing gelaten (bijvoorbeeld de Chironomiden-eters bij Lelystad). Voor de lege slokdarmen is een aparte klasse gedefinieerd. Gezien de toegepaste selectie, mag aangenomen worden dat de vogels met een lege slokdarm van plan waren Driehoeksmossels te gaan eten. (N.B. in geval van gemengde dieten is Driehoeksmossel altijd veruit het best vertegenwoordigd op gewichtsbasis). Het aantal vogels met een lege slokdarm is groot, met name bij Brilduiker (70%) en Tafeleend (80%). Het maximale gewicht dat in de slokdarm werd aangetroffen was voor alle soorten 35-45 g. Om de verdelingen per geslacht en leeftijdscategorie te karakteriseren zijn in Tabel 15 het gemiddelde en maximale gewicht van de slokdarmvulling gegeven en het gemiddelde van de 10% vogels met de grootste slokdarmvulling (vogels met een lege slokdarm zijn buiten beschouwing gelaten).

Figuur 37.
 Frequentie-verdeling van versgewicht
 Driehoeksmossels in de slokdarmen van
 duikeenden in de winterperiode
 (november - maart). Er is een aparte
 klasse onderscheiden voor vogels met
 een lege maag. Vanwege de sterk
 scheve verdeling is de frequentie op
 logaritmische schaal uitgezet.



Lege slokdarmen

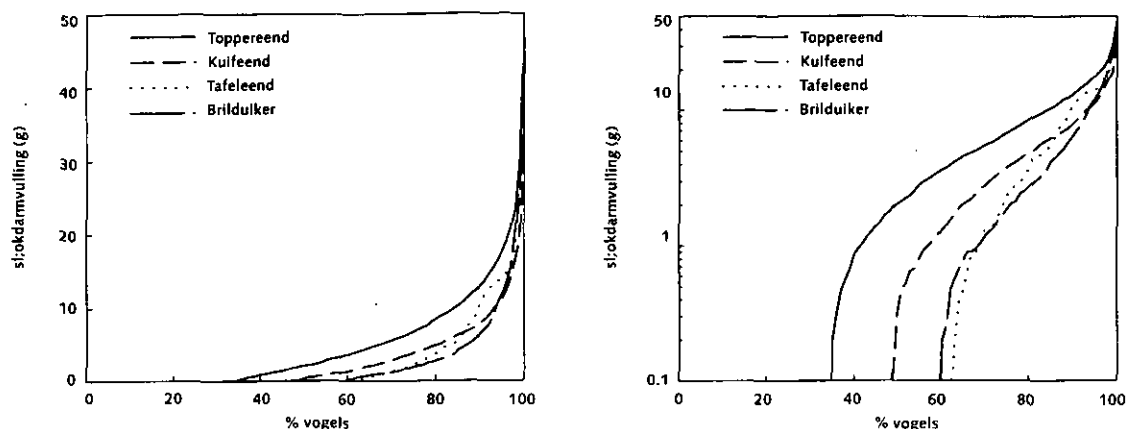
In Figuur 37 bleek al dat de scheefheid van de verdeling en het percentage vogels met een lege slokdarm sterk verschilden tussen de soorten. Een directe vergelijking tussen de soorten is mogelijk door een cumulatieve kansverdeling van de slokdarmvulling te construeren (zie Figuur 38 voor zowel lineaire als logaritmische verdeling). Om het effect van lokale verschillen in

Tabel 15.
 Slokdarmvulling (versgewicht, g) voor
 duikeenden waarbij alleen driehoeks-
 mosselen werden aangetroffen.
 Gegeven zijn gemiddelden (+stan-
 daardfout) en maxima voor de hele
 populatie en het gemiddelde van de
 bovenste 10 procent van de verdeling

				totaal		bovenste 10%		
				gem. (s.f.)	max	n	gem. (s.f.)	n
Kuifeend	M	AD		5.10 (0.24)	34.6	373	15.5 (0.7)	36
		JV		4.14 (0.48)	17.5	67	14.3 (0.9)	6
	V	AD		5.54 (0.44)	28.2	148	17.8 (1.2)	15
		JV		5.99 (0.72)	30.8	77	21.9 (2.6)	7
Toppereend	M	AD		6.80 (0.23)	32.6	694	20.4 (0.6)	70
		JV		8.50 (0.98)	46.7	87	30.1 (3.2)	8
	V	AD		6.76 (0.28)	38.5	539	21.6 (0.7)	54
		JV		7.05 (0.67)	42.5	102	22.3 (2.5)	10
Tafeleend	M	AD		7.29 (1.09)	31.3	51	25.0 (2.8)	5
	V	AD		7.76 (1.58)	29.3	23	26.4 (2.8)	2
Brilduiker	M	AD		4.86 (0.63)	44.7	111	21.8 (3.8)	10
		JV		4.67 (1.21)	26.4	26	22.4 (4.0)	2
	V	AD		5.09 (0.49)	28.6	120	17.6 (1.3)	12
		JV		4.82 (28.6)	25.9	44	21.9 (1.5)	4

Figuur 38.

Cumulatieve verdeling van slokdarminhouden van duikeenden gevangen in het IJsselmeer op een diepte tussen 3 en 6 m in de periode november-maart; links lineaire schaal, rechts logaritmische schaal.



mosselaanbod te nivelleren is geselecteerd op de vogels die gevangen zijn in het IJsselmeer op een diepte tussen 3 en 6 m en in de periode november-maart. Door het eten van kluitjes mossels of mossels van zekere grootte (het versgewicht van een mossel van 15 mm is ca. 0.5 g) is het effect van een enigszins discrete verdeling zichtbaar bij de logaritmische verdeling van de slokdarminhouden. Bij Toppereenden is het percentage vogels met een lege slokdarm laag (35%), bij Kuifeenden intermediair (50%) en bij Tafeleenden en Brilduikers hoog (ruim 60%). Dit zou een aanwijzing kunnen zijn dat Toppereenden minder selectief fourageren of efficiënter dan Kuifeenden, en dat Tafeleenden en Brilduikers het meest selectief zijn. Een dergelijk verschil in selectiviteit kwam ook tot uiting in de grootte-selectie van Driehoeksmossels (8.3). Het percentage vogels met een lege slokdarm kan dus de aard van de verdeling beschrijven en mogelijk gerelateerd worden aan het fourageergedrag. Voortbouwend op deze gedachtengang is per diepteklasse in het Markermeer en IJsselmeer het percentage vogels met lege slokdarm berekend (Tabel 16). In het Markermeer is het percentage vogels met lege slokdarm lager dan in het IJsselmeer. Dit komt overeen met de meer homogene (meer voorspelbare) verdeling van de Driehoeksmossels in het westelijk Markermeer (Slager 1987). In het IJsselmeer neemt het percentage vogels met een lege slokdarm af met de diepte. Op diepten groter dan 5 m neemt het percentage weer toe. Dit verloop in 'fourageersucces' komt exact overeen met veranderingen in de dichtheid Driehoeksmossels op de verschillende diepten (Slager 1987): bij de grootste dichtheid mossels is de fractie vogels met lege slokdarm het laagst. In Tabel 17 is voor de vogels gevangen in het IJsselmeer op diepten tussen 3 en 6 m het percentage lege slokdarmen per maand uitgezet, met als gedachte dat door predatie in de loop van de winter het voedselaanbod afneemt. Er wordt geen duidelijk trend waargenomen in de loop van de winter. Hierbij moet echter worden opgemerkt, dat tot diepten van 3 m de uitputting van mosselpopulaties door predatie goed meetbaar is, maar dat op grotere diepte nauwelijks predatie meetbaar is, i.e. de fractie gegeten door eenden is marginaal in vergelijking met de aanwezige biomassa op grotere diepten (Slager 1987, Gerritsen et al. 1994). Op ondiepe plaatsen werden nauwelijks eenden gevangen, waardoor een seizoenstrend niet kon worden berekend. Er is

echter wel een duidelijk verschil tussen het 'fourageersucces' van adulte en juveniele vogels in het IJsselmeer (Tabel 18) waarbij adulten op grond van het lagere percentage vogels met lege slokdarm het beter doen dan de waarschijnlijk minder ervaren juvenielen.

Tabel 16.

Percentage vogels met een lege slokdarm in de periode november-maart gevangen per diepteklasse in het Markermeer en IJsselmeer (tussen haakjes het totaal aantal vogels (met lege slokdarm en met Driehoeksmossels in de slokdarm)).

	Tafeleend	Kuifeend	Toppereend	Brilduiker
Markermeer	50.0 (26)	47.7 (568)	29.0 (639)	54.5 (209)
2-3 m	45.5 (11)	38.6 (83)	35.2 (54)	52.7 (146)
3-4 m	50.0 (6)	45.1 (244)	27.6 (377)	50.0 (42)
4-5 m	50.0 (8)	53.3 (240)	29.1 (206)	75.0 (20)
IJsselmeer	61.8 (131)	50.0 (390)	36.7 (1487)	61.3 (532)
2-3 m	72.7 (44)	50.9 (55)	46.9 (113)	65.8 (149)
3-4 m	60.0 (55)	46.3 (162)	35.6 (596)	55.0 (220)
4-5 m	35.3 (17)	47.3 (131)	35.2 (526)	63.3 (128)
5-6 m	80.0 (5)	75.0 (12)	35.1 (208)	75.0 (8)
>6 m	55.6 (9)	63.6 (22)	69.2 (13)	66.7 (21)

Tabel 17.

Percentage vogels met een lege slokdarm in de periode november-maart gevangen per maand in het IJsselmeer op diepten tussen 3 en 6 m (tussen haakjes het totaal aantal vogels (met lege slokdarm en met Driehoeksmossels in de slokdarm)).

	Tafeleend	Kuifeend	Toppereend	Brilduiker
November	60.6 (33)	43.2 (74)	51.7 (89)	75.0 (32)
December	45.8 (24)	48.5 (99)	43.7 (135)	62.3 (130)
Januari	53.8 (26)	46.5 (129)	31.8 (550)	56.5 (168)
Februari	96.0 (25)	52.4 (21)	38.7 (217)	56.3 (135)
Maart	25.0 (8)	56.0 (25)	35.2 (244)	75.0 (32)

Tabel 18.

Percentage vogels met een lege slokdarm in de periode november-maart gevangen per geslacht en leeftijdscategorie in het Markermeer en IJsselmeer (tussen haakjes het totaal aantal vogels (met lege slokdarm en met Driehoeksmossels in de slokdarm)).

	Tafeleend	Kuifeend	Toppereend	Brilduiker
♂ ♂ adult	57.4 (108)	51.7 (484)	34.4 (1030)	54.2 (238)
juveniel 100 (9)		52.8 (125)	37.2 (137)	69.0 (84)
♂ ♂ adult	59.5 (37)	43.3 (203)	30.9 (734)	56.4 (273)
juveniel 77.8 (9)		41.7 (115)	46.2 (184)	68.1 (138)

Voor de groep vogels uit het IJsselmeer op een diepte tussen 3 en 6 m in dezelfde periode ontstaat exact hetzelfde beeld als in bovenstaande tabel.

9 Conclusies en synthese

In de voorgaande hoofdstukken zijn voor de verschillende groepen eenden van het IJsselmeergebied diverse aspecten van de benutting van het gebied besproken. In dit laatste hoofdstuk zal een poging worden gedaan deze aspecten te integreren tot een beschrijving van de niche die de eenden innemen in het ecosysteem van het IJsselmeergebied.

De duikeenden verschillen ten eerste in de verspreiding van broedgebieden en overwinteringsgebieden. Toppereenden en Brilduikers broeden in Noord-Europa en overwinteren wat zuidelijker, maar grotendeels in de noordelijke helft van Europa. Kuifeenden broeden zuidelijker en overwinteren gemiddeld wat meer in Midden-Europa, terwijl Tafeleenden het zuidelijkste broed- en overwinteringsgebied hebben in Europa (Cramp & Simmons 1977). Deze breedtegraad-afhankelijke verspreiding kan een aanwijzing zijn dat de noordelijker broedende en overwinterende duikeenden beter aangepast zijn aan koude omstandigheden dan de zuidelijker soorten. Dit verschil zagen we ook tussen de verspreiding van ♂♂ en ♀♀, waarbij ♂♂ noordelijker overwinteren dan ♀♀. De ♂♂ arriveren (met uitzondering van ruiers) ook later in het IJsselmeergebied dan de ♀♀ (met name bij Tafeleenden, maar ook bij Toppereenden), waaruit blijkt dat het gebied voor ♂♂ en ♀♀ verschillende betekenis kan hebben. Deze gescheiden trek- en overwinteringsverspreiding plaatst het belang van een overwinteringsgebied als het IJsselmeer voor een populatie nog sterker in een internationaal kader dan louter op grond van het (relatief zeer hoge) aantal vogels dat in het gebied overwintert. De mogelijke competitie tussen sexen en leeftijdsgroepen binnen soorten is reeds besproken in hoofdstuk 4. Juvenielen zijn waarschijnlijk minder succesvolle fourageerders dan adulte vogels op grond van het hoge percentage juveniele vogels dat met een lege slokdarm werd gevangen (hoofdstuk 8). Ze duiken doorgaans ook minder diep en verspreiden zich anders over het gebied (hoofdstuk 4). Bovendien zijn juvenielen lichter in gewicht (hoofdstuk 7) wat duidt op een mindere conditie en dientengevolge geringere overlevingskansen (Hohman 1993, Lovvorn 1994, Suter & van Eerden 1992) dan de adulte vogels.

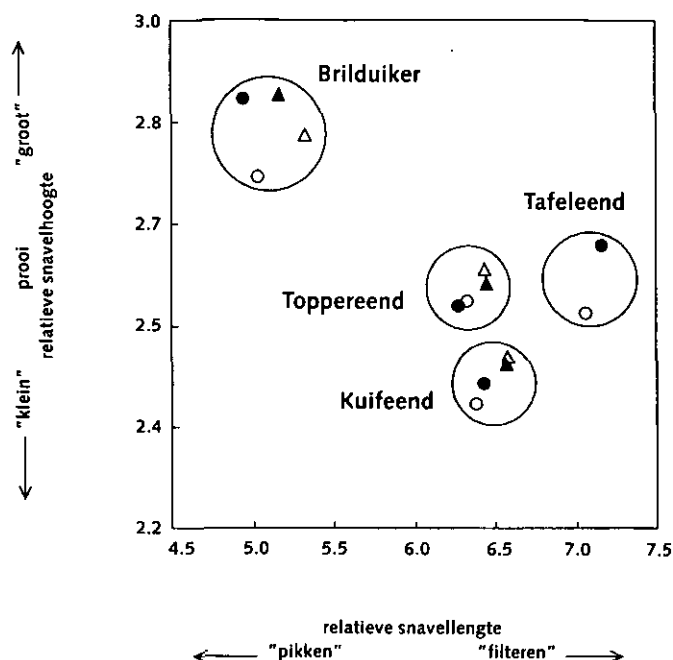
Tussen soorten worden ook duidelijke verschillen gevonden in benutting van het IJsselmeergebied. Zo duiken Toppereenden gemiddeld dieper dan Kuifeenden en worden Tafeleenden en Brilduikers meer op ondiepere plaatsen gevangen.

De rui van Tafeleenden is zeer intensief en gespreid over een kortere periode (of: meer synchroon) dan die van respectievelijk Kuifeenden en Toppereenden. Na de rui volgt een snelle (of sterk gesynchroniseerde) opvetperiode in oktober/november. Daarna is er een winterstop voor de rui, de gewichtsonwikkeling en de voedselconsumptie (maaggewicht). Blijkbaar is de precieze timing van rui en vetaanleg bij Tafeleenden belangrijker dan bij Kuifeenden en Toppereenden, mogelijk omdat Tafeleenden het energetisch niet kunnen bolwerken rui en opvetten te combineren. Het schijnbaar snelle vetverbruik in de late winter, de meestal geringe duikdiepte (lage voedseldichtheid) en het geringere fourageersucces (hoog percentage vogels met een lege slokdarm) bevestigen dit beeld. Toppereenden lijken competitief de eenden die het best gedijen in het IJsselmeergebied. Een hoog fourageersucces en breed spectrum van prooigroottes (Driehoeksmossels), hoge

vetgetallen die nauwelijks gevoelig zijn voor winterkou en relatief diepe duiken zijn daar de beste aanwijzingen voor. Kuifeenden selecteren gemiddeld iets kleinere prooien en lijken iets minder succesvol en gevoeliger voor winterkou (Figuur 25) dan de Toppers. De gevoeligheid voor koude is waarschijnlijk mede het gevolg van de grootte-verschillen: de kleinere Kuifeenden hebben een relatief grotere oppervlak/inhoud-ratio, waardoor ze per gewichtseenheid makkelijker warmte verliezen (via het oppervlak) dan grotere vogels als Toppereenden en Tafeleenden. Tafeleenden verbruiken echter relatief veel vet ten opzichte van de bijna even grote Toppereenden, zodat alleen de grootte van de vogel niet alles zegt.

Figuur 39. Snavelmaten als indicatie voor de voedselniche van duikeenden.

De relatieve snavelhoogte (hoogte gedeeld door de derdemachts wortel van het vetvrij drooggewicht) is een maat voor de grootte van de prooi die kan worden ingeslikt. De relatieve snavellengte (lengte gedeeld door de derdemachts wortel van het vetvrij drooggewicht) is een indicatie voor de manier waarop de prooi wordt verzameld. Korte snavels zijn geschikt om voedselitems op te pikken (Brilduiker) en lange snavels om voedselpartikels uit het water te zeven (Aythya's, met name Tafeleend). De snavelbreedte (niet in figuur) is van belang voor het aantal en de grootte van de prooien die gelijktijdig in de snavel kunnen worden verzameld (Kuifeend en Toppereend).



Zeker zo belangrijk als de grootte van de vogel is de mogelijkheid die de vogel heeft om (bepaalde soorten) voedsel op te nemen. De relatieve snavelmaten kunnen daarvoor een aanwijzing geven (Figuur 31). De relatieve snavelhoogte (snavelhoogte gedeeld door de derdemachts wortel van het vetvrije drooggewicht) zegt iets over de grootte van de prooi die kan worden ingeslikt. De relatieve snavellengte (snavellengte gedeeld door de derdemachts wortel van het vetvrije drooggewicht) geeft een indicatie van het vermogen om prooidieren uit het water te filteren. Daarbij worden prooien in de snavel verzameld met behulp van een waterstroom van snavelpunt naar snavelbasis, waar het water de snavel weer verlaat en de prooien uitgezeefd worden (De Leeuw & van Eerden 1992). Brilduikers hebben korte, hoge snavels die geschikt lijken om prooien van een zekere grootte op te pikken, maar niet om te filteren. Om grote aantallen kleinere prooien uit het water te filteren is een langere en bredere snavel nodig, zoals die van Kuifeend, Toppereend en in het bijzonder Tafeleend. Suter (1982) beschreef al dat Brilduikers die doken in een aquarium pikken naar bepaalde mossels, terwijl Tafeleend en Kuifeend meer een maaierende beweging maakten en de neiging hadden mossels eerder uit een waterstroom te filteren.

Brilduikers vormen in meerdere opzichten een aparte groep binnen de duikeenden. Ze fourageren vaak overdag en maken hoogstwaarschijnlijk gebruik van het zicht om prooien te vinden, hetgeen belangrijk kan zijn voor 'pikkers' ten opzichte van 'filteraars'. Het IJsselmeer is duidelijk meer geliefd dan het Markermeer, waarschijnlijk mede doordat het zicht doorgaans aanzienlijk beter is in het IJsselmeer en de mossels gemiddeld iets groter zijn. Ook duiken ze relatief ondiep, mogelijk vanwege de iets gunstiger lichtomstandigheden. Met de relatief korte snavel is het verzamelen van prooien in de snavel lastiger dan bij de andere eenden. De relatief hoge snavelbasis suggereert dat vrij grote prooien kunnen worden ingeslikt. Uit de frequentie-verdeling van mossels bleek al dat Brilduikers meer specifiek op bepaalde mosselgroottes fourageren dan Toppereenden en Kuifeenden. Toppereenden hebben hogere snavels dan Kuifeenden en eten van een bredere range (met ook grotere mossels) dan Kuifeenden. Kuifeenden worden ook vaker in het Markermeer aangetroffen, waar gemiddeld kleinere mossels voorkomen. Tafeleenden zijn waarschijnlijk minder geschikt om van Driehoeksmossels te leven dan Kuifeenden en Toppereenden. Bij Tafeleend werd ook voedselspecialisme vastgesteld op Chironomiden-larven. In veel andere studies komt de Tafeleend zelfs als uitgesproken planten(zaden)-eter (overzicht in De Leeuw 1991).

Het IJsselmeergebied wordt dus op verschillende manieren benut door de verschillende groepen duikeenden. Toppereenden lijken momenteel het best te gedijen vanwege de prominente plaats die Driehoeksmossels innemen in het gebied en hun dieet. Kuifeenden zouden iets minder succesvol kunnen zijn bij voedselcompetitie met Toppereenden, wanneer bijvoorbeeld de hoeveelheid beschikbare Driehoeksmossels beperkend dreigt te worden. De schijnbaar hogere selectiviteit van Brilduikers doet de vraag rijzen in hoeverre de beschikbaarheid van geschikte prooien sterkere beperkingen op kan leggen aan de benutting van voedselbronnen dan bij Kuifeenden en Toppereenden. Voor Tafeleenden zouden alternatieve voedselbronnen van kleinere prooien eerder aantrekkelijk kunnen zijn dan voor Kuifeenden en Toppereenden.

Op een subtieler niveau spelen hier tussendoor de sexe-verschillen en leeftijdsverschillen die van een invloed kunnen zijn op de benutting van en competitie om voedselbronnen.

10 Dankwoord

De hier gepresenteerde gegevens zijn beschikbaar gekomen via een groot aantal mensen, die vanaf 1979 op velerlei wijzen hun bijdragen leverden. Allereerst de vissers die de vogels leverden (Appendix 1) en Jan Muller en Bram bij de Vaate die daar te allen tijde klaar voor stonden. Jan Muller analyseerde ook het gros van de vogels en hield een belangrijk deel van de administratie bij. Zonder Jan had dit project nooit zijn huidige omvang gehaald. Bij het snijden van de vogels hebben veel mensen geassisteerd, de belangrijkste staan vermeld in Appendix 2. Veel dank ook aan alle medewerkers van het voormalige lab van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders die soms tegen wil en dank betrokken raakten bij de (overlast van de) verwerking van de eenden. In het bijzonder dank aan Anton Wevers (vetextractie) en Lambertus Sollie, Theun Lindeboom (drogen), Wolter Eenkhoorn (invoer-programmatuur) en Koos van Tuin (invoer). Verder waren Kees Koffijberg en Wouter Dubbeldam zeer behulpzaam bij de invoer en controle van de databestanden.

11 Literatuur

- Bauer, K.M. and Glutz von Blotzheim, U.N. (1969)
Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 3 (Anseriformes). Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt.
- Beekman, J.H. and Platteeuw, M. (1994)
Het Nonnetje (*Mergus albellus*) in het IJsselmeergebied. Intern rapport 37LIO. Rijkswaterstaat Directie Flevoland, Lelystad.
- bij de Vaate, A. (1991)
Distribution and aspects of population dynamics of the Zebra Mussel (Dreissena polymorpha) in the lake IJsselmeer area, the Netherlands. *Oecologia* 86: 40-50.
- Carbone, C., de Leeuw, J.J. and Houston, A.I. (1995)
Adjustments in the diving time budgets of Tufted Duck and Pochard: is there evidence for a mix of metabolic path ways? *Animal Behaviour* (in press).
- Carbone, C. and Houston, A.I. (1994)
Patterns in the diving behaviour of the Pochard (*Aythya ferina*): a test of an optimality model. *Animal Behaviour* 48: 457-465.
- Choudhury, S. and Black, J.M. (1991)
Testing the behavioural dominance and dispersal hypothesis in Pochard. *Ornis Scandinavica* 22: 155-159.
- Cramp, S.E. and Simmons, K.E.L. (1977)
Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, The Birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, Oxford.
- de Leeuw, J.J. (1991)
Predatie van Driekoeksmosselen door watervogels. Intern rapport 18LIO. Rijkswaterstaat Directie Flevoland, Lelystad.
- de Leeuw, J.J. and van Eerden, M.R. (1992)
Size selection in diving Tufted Ducks (*Aythya fuligula*) explained by differential handling of small and large mussels (*Dreissena polymorpha*). *Ardea* 80: 353-362.
- de Leeuw, J.J., van Eerden, M.E. and Visser, G.H. (in prep)
Energy and water balance in diving Tufted Ducks (*Aythya fuligula*) feeding on Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*).
- Dementiev, G.P. and Gladkov, N.A. (1952)
Birds of the Soviet Union. Moskva.
- Draulans, D. (1982)
Foraging and size selection of mussels by the Tufted Duck (*Aythya fuligula*). *Journal of Animal Ecology* 51: 943-956.

-
- Draulans, D. and de Bont, A.F. (1980)
Een analyse van het duiken naar voedsel van de Kuifeend (*Aythya fuligula*) buiten het broedseizoen. *Le Gerfaut* 70: 251-260.
- Duncan, K. and Marquiss, M. (1993)
The sex/age ratio, diving behaviour and habitat use of the Goldeneye (*Bucephala clangula*) wintering in northeast Scotland. *Wildfowl* 44: 111-120.
- Durinck, J., Skov, H., Jensen, F.P. and Pihl, S. (1994)
Important marine areas for wintering birds in the Baltic Sea. *Ornis Consult Report* 1994: 1-110.
- Gerritsen, H., Greve, M. and Nijholt, I. (1994)
De dichtheid van Driehoeksmosselen als beperkende factor voor predatie door duikeenden. *Werkdocument* 23 LIO.
- Güntert, M. (1978)
Wintergewicht und Körpermasse von Reiherenten. *Der Ornithologische Beobachter* 75: 97-98.
- Haramis, G.M., Nichols, J.D., Pollock, K.H. and Hines, J.E. (1986)
The relationship between body mass and survival of wintering Canvasbacks. *Auk* 103: 506-514.
- Hohman, W.L. (1993)
Body composition of wintering Canvasbacks in Louisiana: dominance and survival implications. *The Condor* 95: 377-387.
- Jorde, D.G., Haramis, G.M., Bunck, C.M. and Pendleton, G.W. (1995)
Effects of diet on rate of body mass gain by wintering Canvasbacks. *Journal of Wildlife Management* 59: 31-39.
- Kestenholz, M. (1994)
Body mass dynamics of wintering Tufted Duck (*Aythya fuligula*) and Pochard (*Aythya ferina*) in Switzerland. *Wildfowl* 45: 147-158.
- Lindström, A. (1991)
Maximum fat deposition rates in migrating birds. *Ornis Scandinavica* 22: 12-19.
- Lovvorn, J.R. (1994)
Nutrient reserves, probability of cold spells and the question of reserve regulation in wintering Canvasbacks. *Journal of Animal Ecology* 63: 11-23.
- Lovvorn, J.R. and Jones, D.R. (1991)
Effects of body size, body fat, and change in pressure with depth on buoyancy and costs of diving in ducks (*Aythya* spp.). *Canadian Journal of Zoology* 69: 2879-2887.
- Piechocki, R. (1987)
Über Winterverluste von Tauchenten und ihre biometrische Erfassung. *Hercynia N. F. Leipzig* 24: 121-133.
- Piersma, T. (1985)
Biometrie, conditie en rui van Futen (*Podiceps cristatus*) in het IJsselmeergebied. RIJP rapport 27abw. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
-

Platteeuw, M. (1985)

Voedseloecologie van de Grote (Mergus merganser) en Middelste zaagbek (Mergus serrator) in het IJsselmeergebied in 1979/1980 en 1980/1981. RIJP rapport 48abw. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.

Rose, P.M. and Scott, D.A. (1994)

Waterfowl population estimates. IWRB Publication 29.

Ryan, R.A. (1972)

Body weight and weight changes of wintering diving ducks. Journal of Wildlife Management 36: 759-765.

Slager, B. (1987)

De beschikbaarheid van Driehoeksmosselen (*Dreissena polymorpha*) voor duikeenden in het IJsselmeergebied. RIJP rapport 36cbw. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.

Suter, W. (1982)

Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala*, *Aythya*) und Blässhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). Der Ornithologische Beobachter 79: 225-254.

Suter, W. and van Eerden, M.R. (1992)

Simultaneous mass starvation of wintering diving ducks in Switzerland and the Netherlands: a wrong decision in the right strategy? Ardea 80: 229-242.

van der Brugge, J. (1994)

De conditie van Driehoeksmosselen als selectie criterium voor predatie door Toppereenden. Intern rapport 4LIO. Rijkswaterstaat Directie Flevoland, Lelystad.

van Eerden, M.R. and bij de Vaate, A. (1984)

Natuurwaarden van het IJsselmeergebied. Flevobericht 242. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.

van Eerden, M.R. and Zijlstra, M. (1986)

Natuurwaarden van het IJsselmeergebied. Prognose van enige natuurwaarden in het IJsselmeergebied bij aanleg van de Markerwaard. Flevobericht 273. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.

Voslamber, B. (1988)

Visplaatskeuze, foerageerwijze en voedselkeuze van Aalscholvers (*Phalacrocorax carbo*) in het IJsselmeergebied in 1982. Flevobericht 286. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.

Willi, P. (1970)

Zugverhalten, Aktivität, Nahrungserwerb auf dem Klingnauer Stausee häufig auftretender Anatiden, insbesondere von Krickente, Tafelente und Reiherente. Der Ornithologische Beobachter 67: 183-217.

12 Appendices

Appendix 1.

Aantal duikeenden en meerkoeten verzameld per vissersboot per jaar.

De nummers zijn fictief.

EH = Enkhuizen

HK = Harderwijk

ST = Stavoren

UK = Urk

VD = Volendam

WON = Wonseradeel

WR = Wieringen

vloot/ boot nr.	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	?	totaal
EH1		69	5									74
EH2		155										155
EH3	8	54										62
EH4		114										114
EH5		65										65
EH6	28	80	11				194					313
EH7	13	212	30									255
EH8	46	140										186
EH9		3										3
EH10	24	4										28
HK1	2											2
HK2		31										31
HK3	1	1										2
HK4		18										18
HK5		2										2
HK6	3											3
HK7		6										6
ST1	24	29	50									103
ST2		88	2									90
ST3	25	73	233	21								352
ST4	2	25	52									79
ST5	30	13	17									60
ST6												123
ST7	5	47	10									62
UK1		77			9	22	102	17				227
UK2	1	2					10	190	79	15		297
UK3	17	52	36			7	62	200		366		740
UK4			18						24			42
UK5						84						84
UK6	11	40	4		57				125	6		243
UK7									40			40
UK8		26	19		20	36		129	26	54		310
UK9		16	2			237		294	47			596
UK10						203						203
UK11		52	349	425	184	172	273	166	26	1		1.648
UK12		8										8
VD1		14										14
VD2		10										10
VD3		12	80									92
VD4		3										3
VD5			5									5
VD6		31										31
VD7		2										2
WON 1	8	2										10
WR 1	8											8
?	18	20	7	3		1	2	59			1	111

Appendix 2.

Slagerscode met omschrijving en aantal gesneden vogels.

slagercode	slager	aantal
AV	A. bij de Vaate	456
BP	B. van Panhuis	876
BV	B. Voslamber	52
FK	F.J. Kerkum	125
JM	J. Muller	2537
ME	M.R. van Eerden	1591
MP	M. Platteeuw	47

Appendix 3.

Opbouw van het hoofdbestand in D-Base ('kaart.dbf') met variabelen, omschrijving en het aantal vogels waarvan de gegevens zijn ingevoerd.

<i>variabele</i>	<i>omschrijving</i>	<i>aantal</i>
labnr l	abnummer	6052
soort	soort	6052
geslacht	geslacht (m,v)	6035
leeftijd	leeftijd (jv,2k,ad)	5974
slager	slager	5724
dagnr	dagnummer vanaf 1 jan.	5860
yy	jaar	5860
mm	maand	5860
dd	dag	5860
xcoor	IJsselmeercoördinaat x	5820
ycoor	IJsselmeercoördinaat y	5820
diepte	diepte (m)	5764
ym	IJsselmeer/Markermeer	5820
sector	sector (5)	5820
vllengte	vleugellengte	6030
snlengte	snavellengte	5967
snhoogte	snavelhoogte	5987
borstbeen	borstbeenlengte	4861
versvogel	versgewicht vogel	842
versmaag	versgewicht maag	5806
gewborstsp	versgewicht borstspier	3115
droogborst	drooggewicht borstspier	1384
vetborst	drooggewicht vet in borstspier	1384
drooggew	drooggewicht karkas	5340
vetdroog	drooggewicht vet karkas	4062
stnie	aantal nieuwe staartpennen	}5586
sthalf	aantal groeienden staartpennen	
stoud	aantal oude staartpennen	
ruiko	ruiscore kopveren	}4458
ruiha	ruiscore halsveren	
ruibo	ruiscore borstveren	
ruibu	ruiscore buikveren	
ruifl	ruiscore flankveren	
ruiru	ruiscore rugveren	
ruios	ruiscore onderstaartveren	

Appendix 4.

Opbouw van het prooien-bestand in D-Base ('mosplus.dbf') met variabelen, omschrijving en het aantal vogels waarvan de gegevens zijn ingevoerd.

variabele	omschrijving	aantal
labnr	labnummer	3688
soort	soort	
geslacht	geslacht (m, v)	
leeftijd	leeftijd (jv, 2k, ad)	
dagnr	dagnummer vanaf 1 jan.	3569
yy	jaar	3569
mm	maand	3569
dd	dag	3569
xcoor	IJsselmeercoördinaat x	3556
ycoor	IJsselmeercoördinaat y	3556
diepte	diepte (m)	3533
ym	IJsselmeer/Markermeer	3556
sector	sector	3556
k4m	aantal Dreissena met schelp lengte < 4mm	
k04	aantal Dreissena met schelp lengte 4mm	
:	:	
k30	aantal Dreissena met schelp lengte 30mm	
k30p	aantal Dreissena met schelp lengte > 30mm	
lymn	aantal Lymnea sp.	8
pot	aaantal Potamopyrgus jenkinsi	676
bith	aantal Bithynia sp.	16
valv	aantal Valvata sp.	502
anod	aantal Anodonta sp.	17
pisi	aantal Pisidium sp.	868
ostr	aantal Ostracoda	497
chir	aantal Chironimide-larven	103
tubi	aantal Tubifex	50
gamm	aantal Gammarus sp.	36
sph	aaantal Spharium sp.	6
vivi	aantal Viviparus sp.	7
spie	aantal spiering	2
totmos	totaal aantal driehoeksmossels	2821
totnomos	totaal aantal overige voedselitems	1111
totchtu	totaal aantal chironomidelarven + Tubifex	144
opmerk	opmerkingen (schaarse prooien, aantal, lengte)	

Appendix 5.

Aantal vogels per soort, geslacht en leeftijdscategorie per jaar.

soort	sexe	lft	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	90	?	totaal
Tafeleend	m	jv		20	1	5			1						27
		2k		10	1										11
		ad	6	70	31	33	19	10	28	1				9	207
	v	?		1											1
		jv		10	4	1			1						16
		2k		1	1										2
Kuifeend	m	ad	1	34	11	6	9	5	7	1				2	74
		jv	12	58	33	1	10	4	15	13	7			3	156
		2k		8	6	1		3	8	4	1			1	32
		ad	42	315	306	316	98	89	239	177	62	1		83	1.728
		?		4	2			4	1						11
		jv	6	57	39	3	8	5	8	16	2			1	145
	v	2k	1	3			6		4	7	3			4	28
		ad	11	83	89	25	36	35	60	43	16	1		21	420
		?		2	3	1	2								8
		jv		1						2				1	4
		2k								1					1
		ad		2						1					1
Toppereend	m	?		66					2	1				1	6
		jv	9	3	17		4	19	7	10		9		2	143
		2k		232	1			1	3	2		5			15
		ad	29	0	102	16	18	259	44	203	7	172		7	1.087
		?		1	1					1		2			5
		jv	18	94	21	1	1	10	22	16		9		6	198
	v	2k		5	3		1	7	4	4		7		1	32
		ad	21	168	66	16	31	185	35	205	6	84		15	832
		?		3				1	1			2			7
		ad								1		1			2
		?								1					1
		jv													
Topp*Kuif	v	ad												1	1
Eider	m	jv	1	1											1
Zwarte	m	jv	1	1	1					2					5
Zeeëend	m	ad		1										1	2
		jv	1							2					4
	v	ad	2	1											2
		?		1											1
Grote	v	jv		1											1
		ad		16											1
Brilduiker	m	jv	18		14	1	3	2	10	3	4	1	15	2	89
		2k		77				2		1					3
		ad	27	53	54	2	3	1	24	29	6	3	15	3	244
		jv	27	1	22	6		3	5	2	9		15		142
	v	2k		85	1				3					1	6
		ad	26	2	41	6	6	6	29	60	3	1	15	2	280
		?		2						1					3
		jv		5	5				1		1			1	10
Meerkoet	m	ad		1	5	1			8		1			16	36
		?		1		1								2	5
		jv		1	1									2	4
	v	ad			2									4	7
		?													3

Appendix 6.

Aantal vogels per soort, geslacht en leeftijdscategorie per maand.

soort	sexe	lft	aug	sep	okt	nov	dec	jan	feb	mrt	?	totaal
Tafeleend	m	jv		1	11	1	6	2	6			27
		2k	1		10							11
		ad	3	5	37	32	60	37	19	5	9	207
	v	?			1							1
		jv		2	4	1	2	5	2			16
		2k		1	1							2
Kuifeend	m	ad		12	14	8	12	15	9	4		74
		jv	2	9	7	31	33	34	18	19	3	156
		2k	11	5	1	7	5		2		1	32
		ad	673	283	98	159	192	95	89	56	83	1.728
	v	?	2	8	1							11
		jv	1	9	9	29	31	48	11	6	1	145
		2k	2		4	7	10	1			4	28
		ad	44	86	28	68	74	45	30	24	21	420
	?	?			1		4	2	1			8
		jv					2		1		1	4
		2k					1					1
		ad			1							1
Toppereend	m	?	1	1		1			2		1	6
		jv		2		7	18	47	42	25	2	143
		2k		1		4	1	5	2	2		15
		ad	11	23	8	149	83	358	271	177	7	1.087
	v	?	1			1	1	1	1			5
		jv			2	28	33	58	35	36	6	198
		2k		6		6	1	10	3	5	1	32
		ad	3	36	34	185	81	241	139	98	15	832
	?	?			2	1		4				7
		ad				1		1				2
		?				1						1
		ad									1	1
Topp* Kuif	v	ad										1
Eider	m	jv					1					1
Zwarte	m	jv				3	1		1			5
Zeeëend	v	ad								1	1	2
		jv				3	1					4
		ad					2					2
		?					1					1
Grote	v	jv						1				1
		ad					1					1
Brilduiker	m	jv		1		13	22	26	21	4	2	89
		2k				2		1				3
		ad				29	46	106	43	17	3	244
		jv				10	39	57	29	7		142
	v	2k				3		1			1	6
		ad		1		31	55	98	82	11	2	280
		?					1	1	1			3
		jv		3		1	4	1			1	10
Meerkoet	m	ad		5		8	1	2	4		16	36
		?		1	1			1			2	5
	v	jv		2							2	4
		ad		2				1			4	7
		?				2	1					3
		jv										
		ad										
		?										

Appendix 7.

Lijst van terugmeldingen en ringgegevens van in visnetten verdronken duikeenden.

soort	sex	lft	labnr	gegevens terugmelding			ringgegevens			E	land	plaats
				ringnr	datum	mm	N	E	datum	mm		
BRIL	V	>2	282061	HT090029	300186	1	52.46	5.09	290585	5	60.30	27.44 FINL VIROLAHTI/KYMI(KYMMENI)
BRIL	V	>4	282060	HT044927	300186	1	52.46	5.09	050683	6	60.30	24.13 FINL KARKKILA/JUUSIMEE(NYLAND)
BRIL	V	>2	282062	454963	300186	1	52.44	5.09	090685	6	61.22	12.15 NOOR BUFLOGRENDE, TRYSIL, HED MARK
BRIL	M	0	229578	9053813	080380	3	52.34	5.15	020979	9	59.11	15.24 ZWED KVISMAREN/NORRBYAS
KUIF	M	1	227629	FV.27444	240180	1	52.40	5.20	210179	1	52.08	-0.20 ENGE BLUNHAM/SANDY/BEDFORD
KUIF	M	1		Z..55509	120189	1	52.33	5.20	171187	11	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	M	5	242019	Z.073753	170281	2	52.34	5.11	230675	6	57.17	23.07 LETL ENGURE MEER
KUIF	2			5079587	010380	3	52.35	5.26	170777	7	52.21	4.32 NEDE AWDUINEN/ZANDVOORT
KUIF	1			C..56922	150385	3	52.36	5.17	190683	6	56.41	26.55 LETL NAGLI/REZEKNE
KUIF	M	1		FR.82771	100385	3	52.36	5.17	190983	9	52.39	-0.13 ENGE PEAKIRK/PETERBOROUGH/CAMBRIDGE
KUIF	0			Z..24644	010380	3	52.35	5.26	300679	6	58.45	23.41 ESTL KOLMENASVA/MATSALU
KUIF	M	1	229581	Z..30918	070380	3	52.33	5.17	051278	12	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	M	4		FR.21375	100385	3	52.36	5.17	050681	6	51.49	0.50 ENGE ABBERTON/COLCHESTER/ESSEX
KUIF	M	8		Z..28484	100385	3	52.36	5.17	040377	3	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	M	>8	257984	FS.55408	110882	8	52.35	5.26	220375	3	51.24	-0.24 ENGE WALTONRESERVOIRS/SURREY
KUIF	2		257983	D..72927	110882	8	52.32	5.25	260780	7	49.06	14.20 TSJE VELKY POND/NAKRI
KUIF	M	1	258137	Z..39206	250882	8	52.35	5.26	101281	12	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	M	1	281315	FR.87155	270885	8	52.37	5.24	060285	2	51.49	0.50 ENGE ABBERTON/COLCHESTER/ESSEX
KUIF	M	>3	247523	Z..34233	200881	8	52.37	5.26	300180	1	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	M	>2	281179	FR.60945	210885	8	52.36	5.30	270185	1	51.49	0.50 ENGE ABBERTON/COLCHESTER/ESSEX
KUIF	V	4	258138	DA117227	250882	8	52.35	5.26	260279	2	44.38	-1.01 FRAN LE TEICH/GIRONDE
KUIF	V	3		C..50677	190881	8	52.30	5.25	110778	7	49.03	14.26 TSJE HLUBOKA NAD VLTAVOU
KUIF	M	>2		FV.85944	290882	8	52.25	5.13	301282	12	52.39	-0.13 ENGE PEAKIRK/PETERBOROUGH/CAMBRIDGE
KUIF	M	>2		FV.85866	060883	8	52.32	5.26	220282	2	52.40	-0.17 ENGE DEEPINGST JAMES/LINCOLNSHIRE
KUIF	M	3	258115	FR.02338	240882	8	52.35	5.26	160180	1	51.44	-2.25 ENGE SLIMBRIDGE/GLOUCESTERSHIRE
KUIF	M	>1	234351	Z..33946	280880	8	52.39	5.23	060180	1	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	M	1	257985	FR.01496	110882	8	52.35	5.26	281281	12	52.08	-0.20 ENGE BLUNHAM/SANDY/BEDFORD
KUIF	M	2	242435	FV.83703	190881	8	52.30	5.25	210180	1	53.21	-2.23 ENGE ROSTHERNE MERE/KNUTSFORD/CHESH
KUIF	M	8	258124	FV.29195	240882	8	52.35	5.26	290978	9	51.49	0.50 ENGE ABBERTON/COLCHESTER/ESSEX
KUIF	M	>1		FR.32288	260882	8	52.32	5.26	190382	3	51.49	0.50 ENGE ABBERTON/COLCHESTER/ESSEX
KUIF	M	>2		Z..34076	300880	8	52.50	5.25	210180	1	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	M	>1	281316	FR.87768	270885	8	52.37	5.24	010485	4	52.08	-0.20 ENGE BLUNHAM/SANDY/BEDFORD
KUIF	M	>1	258214	XJ..7072	020882	9	52.36	5.26	110582	5	48.14	11.41 DUIT ISMANING/MUNCHEN
KUIF	V	2	261885	Z..26708	200883	9	52.36	5.15	040681	8	58.45	23.41 ESTL KOLMENASVA/MATSALU
KUIF	V	>3	235750	FV.03976	270980	9	52.34	5.18	011277	12	51.44	-2.25 ENGE SLIMBRIDGE/GLOUCESTERSHIRE
KUIF	M	>2	234377	Z..33591	030980	9	52.38	5.24	140379	3	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	M	3		Z..56939	030990	9	52.37	5.23	130288	2	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
KUIF	V	>2	260223	B..4591	121084	10	52.36	5.34	110784	7	56.41	26.55 LETL NAGLI/REZEKNE
KUIF	M	>3		H.4060142	241086	10	52.83	5.18	240285	2	54.20	10.08 DUIT KIEL
KUIF	M	0	285691	FA.25584	281186	11	52.36	5.15	180886	8	51.32	-0.06 ENGE REGENTS PARK/LONDON
KUIF	V	0		FC.06949	151186	11	52.38	5.18	290986	9	51.49	0.50 ENGE ABBERTON/COLCHESTER/ESSEX
KUIF	V	1		FC.06563	071186	11	52.30	5.10	161285	12	51.49	0.50 ENGE ABBERTON/COLCHESTER/ESSEX
KUIF	M	5	280315	FV.85525	281184	11	52.32	5.22	271279	12	52.08	-0.20 ENGE BLUNHAM/SANDY/BEDFORD
KUIF	1			Z..30735	071288	12	52.42	5.22	020787	7	58.45	23.41 ESTL KOLMENASVA/MATSALU
KUIF	V	5	226879	C.000467	221279	12	52.36	5.30	040774	7	56.42	26.58 LETL NAGLI/REZEKNE
KUIF	M	>1		FV.49023	151278	12	52.40	5.17	300577	5	51.49	0.50 ENGE ABBERTON/COLCHESTER/ESSEX
TOPP	M	2		DA.00679	010380	3	52.35	5.26	171177	11	54.22	18.48 POLE GDANSK
TAFE	M	4	240919	C..21164	130181	1	52.27	5.18	300576	5	57.15	23.07 LETL ENGURE MEER
TAFE	V	1	241271	Z..35468	170181	1	52.40	5.34	230380	3	47.09	8.07 ZWIT OBERKIRCH/LUZERN
TAFE	M	0	280244	C..64361	121084	10	52.36	5.34	010684	6	57.17	23.07 LETL ENGURE MEER
TAFE	M	2		0.4209055	071186	11	52.36	5.15	191184	11	55.38	12.34 DENE AMAGER/SJAELLAND/SALTHOLM/MON
TAFE	M	3	281781	GM.91771	271185	11	52.37	5.37	010383	3	51.44	-2.25 ENGE SLIMBRIDGE/GLOUCESTERSHIRE
TAFE	M	6	258344	C..1053	151282	12	52.30	5.24	040676	6	57.17	23.07 LETL ENGURE MEER
MEER	>2			5141598	061284	12	52.38	5.10	160484	4	52.15	4.44 NEDE WESTEINDERPLASSEN/AALSMEER

Appendix 8.

Lineaire regressies ($y=a+bx$) van versgewicht van karkas (g) op het totaal drooggewicht van het karkas (totaal) en het vetvrij drooggewicht (vetvrij).

			b	a	r ²	P	n
Kuifeend	M	totaal	1.117 (0.048)	535.9	0.76	0.000	171
		vetvrij	3.57 (0.25)	125.1	0.56	0.000	171
	V	totaal	1.048 (0.068)	514.8	0.78	0.000	74
		vetvrij	2.72 (0.41)	293.2	0.38	0.000	74
Toppereend	M	totaal	0.905 (0.084)	868.8	0.54	0.000	101
		vetvrij	2.00 (0.32)	670.2	0.29	0.000	100
	V	totaal	1.115 (0.075)	688.7	0.72	0.000	87
		vetvrij	3.35 (0.28)	191.5	0.63	0.000	87
Tafeleend	M	totaal	1.328 (0.136)	504.7	0.87	0.000	17
		vetvrij	4.49 (0.52)	-131.4	0.83	0.000	17
	V	totaal	1.031 (0.147)	634.7	0.81	0.000	14
		vetvrij	3.73 (0.85)	80.4	0.62	0.001	14
Brilduiker	M	totaal	1.398 (0.112)	479.3	0.83	0.000	33
		vetvrij	2.38 (0.37)	418.1	0.58	0.000	33
	V	totaal	1.356 (0.143)	357.9	0.68	0.000	44
		vetvrij	3.30 (0.32)	142.8	0.72	0.000	44

Appendix 9.

Vogels met bijzonderheden of afwijkingen.

Labnummer	Soort	Bijzonderheid
227010	Kuifeend	'aangeschoten beast'
231043	Kuifeend	'ingewanden stuk'
235889	Kuifeend	'gezwel aan lever/ingewanden'
262052	Kuifeend	'zieke vogel, kanker?'
262096	Kuifeend	'bolle snavel + grote neusgaten'
226714	Toppereend	'aangeschoten'
229509	Toppereend	'gezwel in darmen'
227797	Brilduiker	'grote eieren'
227813	Brilduiker	'grote eieren'
282094	Brilduiker	'levertvlekken'

Figuur 1.
IJsselmeergebied met indeling in 5 sectoren.

Figuur 2.
Schijnbare actieradius van vissersvloten in het IJsselmeergebied blijkens de verspreiding van in visnetten verdronken duikeenden.

Figuur 3.
Maandelijks verspreiding van in visnetten verdronken Kuifeenden in de periode 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km.

Figuur 4.
Maandelijks verspreiding van in visnetten verdronken Toppereenden in de periode 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km.

Figuur 5.
Maandelijks verspreiding van in visnetten verdronken Tafeleenden in de periode 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km.

Figuur 6.
Maandelijks verspreiding van in visnetten verdronken Brilduikers in de periode 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km.

Figuur 7.
Verspreiding van in visnetten verdronken Meerkoeten in de winterperiodes 1979-1988 met aantalsindicatie van het aantal verzamelde vogels per kwadrant van 2x2 km (links) en de verspreiding van Eidereend (1), Zwarte Zee-eend (14) en Grote Zee-eend (2) in die periode (rechts).

Figuur 8.
Veranderingen in geslachts- en leeftijdsverhoudingen van duikeenden per maand. Het percentage mannen (zwart-donker grijs) en adulte mannen (zwart) is direct afleesbaar. Het aantal vogels per maand is boven de balkjes vermeld.

Figuur 9.
Verloop in maandelijks gemiddelde percentage juvenielen in de gevangen populaties duikeenden.

Figuur 10.
Geslachts- en leeftijdsverhoudingen van Kuifeend en Toppereend per sector in de winterperiode (december-maart)(legenda als in Fig. 8).

Figuur 11.
Veranderingen in populatie-opbouw van Kuifeenden per tweemaandelijks periode in verschillende sectoren in het IJsselmeergebied (legenda als in Fig. 8).

Figuur 12.
Populatie-structuur van duikeenden gevangen per diepteklasse in het Markermeer en IJsselmeer in de periode december-maart (legenda als in Fig. 8).

Figuur 13.

Verloop van maandelijks gemiddelde (met standaardfout) snavellengte, snavelhoogte, borstbeenlengte en vleugellengte van adulte Kuifeenden en Toppereenden (zwart ♂♂, wit ♀♀).

Figuur 14.

Verloop van maandelijks gemiddelde (met standaardfout) van vleugellengte van adulte Kuifeenden en Toppereenden (zwart ♂♂, wit ♀♀).

Figuur 15.

Verloop van maandelijks gemiddelde ruiscore (met standaardfout) per lichaamsveld bij Kuifeenden. Voor de staart is het gemiddeld aantal groeiende pennen weergegeven (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippellijnen juveniele vogels).

Figuur 16.

Verloop van maandelijks gemiddelde ruiscore (met standaardfout) per lichaamsveld bij Toppereenden. Voor de staart is het gemiddeld aantal groeiende pennen weergegeven.

Figuur 17.

Verloop van maandelijks gemiddelde ruiscore (met standaardfout) per lichaamsveld bij Tafeleenden. Voor de staart is het gemiddeld aantal groeiende pennen weergegeven.

Figuur 18.

Verloop van maandelijks gemiddelde ruiscore (met standaardfout) per lichaamsveld bij Brilduikers. Voor de staart is het gemiddeld aantal groeiende pennen weergegeven.

Figuur 19.

Verloop van maandelijks gemiddelde over alle velden gesommeerde lichaamsruiscoren bij duikeenden.

Figuur 20.

Verloop van gemiddelde (met standaardfout) drooggewicht en vetvrij drooggewicht van karkassen van adulte Kuifeenden en Toppereenden per decade ten opzichte van 1 januari. Het verschil tussen de lijnen illustreert de vetmassa (zwart ♂♂, wit ♀♀).

Figuur 21.

Veranderingen in drooggewicht en vetvrijdrooggewicht (gemiddelden en standaardfout per maand) van duikeenden. Het verschil tussen 2 lijnen per geslacht en leeftijdsgroep illustreert de vetmassa (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippellijnen juveniele vogels).

Figuur 22.

Toename van het maandelijks gemiddelde versgewicht van de borstspier (linker grote en kleine borstspier) van duikeenden over de winter.

Figuur 23.

Verloop van de maandelijks gemiddelde vetmassa van adulte ♂♂ en ♀♀ Kuifeenden en Toppereenden per winter. Open symbolen: zachte winters (82/83 en 87/88), gesloten symbolen met onderbroken lijnen: normale winters (79/80, 80/81, 81/82, 83/84), grotere symbolen en doorgetrokken lijnen: strenge winters vanaf 1 januari (84/85, 85/86, 86/87). In strenge

winters met ijsgang wordt de visserij onderbroken. De vetmassa is na de vorstperiode gewoonlijk lager dan in normale en zachte winters.

Figuur 24.

Verloop van maandelijks gemiddelde watertemperatuur (met standaarddeviatie) in het IJsselmeer (gemiddelde van diverse havenlocaties) in de periode 1979-1988 (links) en de dagelijks gemiddelde temperatuursom vanaf 1 januari (met standaarddeviatie) (rechts).

Figuur 25.

Deviatie van gemiddelde vetmassa na 1 januari (zie Tabel 7) en de deviatie van de gemiddelde water temperatuursom (Fig. 24) voor adulte Kuifeenden en Toppereenden. Voor beide groepen werd een significant positieve relatie gevonden ($P < 0.01$).

Figuur 26.

Veranderingen in maandelijks gemiddelde vergewichten van de maagspier. Een hoog maagspiergewicht (bij Kuifeend in oktober en november) suggereert een hoge dagelijkse voedselverwerkingscapaciteit (schelpen kraken).

Figuur 27.

Maagspiergewichten van Tafeleenden met Driehoeksmossels in de slokdarm (driehoekige symbolen) en Chironomide-larven in de slokdarm (ronde symbolen) (zwart ♂♂, wit ♀♀).

Figuur 28.

Frequentieverdeling van maagspiergewichten van Chironomiden- en Dreissena-etende Tafeleenden in december en januari.

Figuur 29.

Percentage Kuifeenden en Toppereenden met uitsluitend Driehoeksmossels in de slokdarm (zwart), gemengd dieet (donker grijs) of ander voedsel dan Dreissena in de slokdarm (licht gestippeld) per week.

Figuur 30.

Vleugellengte (stadium van vleugelrui) in relatie tot dagnummer voor Kuifeenden waarbij ander voedsel dan Dreissena in de slokdarm werd aangetroffen ('Niet-Dreissena'), en waarbij Driehoeksmossels ('Dreissena'), danwel minstens 10 mossels groter dan 10mm ($Dreissena > 10\text{ mm}$) in de slokdarm werd gevonden (stippen is uitsluitend Dreissena; + is gemengd dieet). Vanaf eind augustus worden Driehoeksmossels gegeten ongeacht het ruistadium.

Figuur 31.

Verspreiding van prooien van in visnetten verdronken duikeenden in het IJsselmeergebied. In de ruiperiode concentreren vooral Kuifeenden zich in het oostelijk Markermeer (zie Pisidium, Potamopyrgus, Valvata, Ostracoda), in de winter is de verspreiding van duikeenden veel groter (zie Dreissena).

Figuur 32.

Lengte-frequentie verdelingen van het aantal aangetroffen Driehoeksmossels in de slokdarmen van duikeenden gevangen in het IJsselmeer en Markermeer in de periode november-maart (zwart ♂♂, wit ♀♀; ronde symbolen en getrokken lijnen adulte vogels, driehoekjes en stippellijnen juveniele vogels).

Figuur 33.

Lengte-frequentie verdelingen van het versgewicht Driehoeksmossels aangetroffen in slokdarmen van duikeenden gevangen in het IJsselmeer en Markermeer in de periode november-maart (zie Fig. 32).

Figuur 34.

Lengte-frequentie verdelingen van het aantal aangetroffen Driehoeksmossels in de slokdarmen van adulte Kuifeenden gevangen in het Markermeer in de ruiperiode (augustus-september), de vroege winter (oktober-december) en late winter (januari-maart) (zwart ♂♂, wit ♀♀).

Figuur 35.

Lengte-frequentie verdelingen van het aantal aangetroffen Driehoeksmossels in de slokdarmen van adulte Kuifeenden en Toppereenden gevangen in het IJsselmeer op een diepte tussen 3 en 4m in drie opeenvolgende perioden in de winter (zwart ♂♂, wit ♀♀).

Figuur 36.

Als Figuur 35 lengte-frequentieverdelingen van versgewicht van Driehoeksmossels.

Figuur 37.

Frequentie-verdeling van versgewicht Driehoeksmossels in de slokdarmen van duikeenden in de winterperiode. Er is een aparte klasse onderscheiden voor vogels met een lege maag. Vanwege de sterk scheve verdeling is de frequentie op logaritmische schaal uitgezet.

Figuur 38.

Cumulatieve verdeling van slokdarminhouden van duikeenden gevangen in het IJsselmeer op een diepte tussen 3 en 6 m in de periode november-maart; links lineaire schaal, rechts logaritmische schaal.

Figuur 39.

Snavelmaten als indicatie voor de voedselniche van duikeenden. De relatieve snavelhoogte (hoogte gedeeld door de derdemachts wortel van het vetvrij drooggewicht) is een maat voor de grootte van de prooi die kan worden ingeslikt. De relatieve snavel lengte (lengte gedeeld door de derdemachts wortel van het vetvrij drooggewicht) is een indicatie voor de manier waarop de prooi wordt verzameld. Korte snavels zijn geschikt om voedselitems op te pikken (Brilduiker) en lange snavels om voedselpartikels uit het water te zeven (Aythya's, met name Tafeleend). De snavelbreedte (niet in figuur) is van belang voor het aantal en de grootte van de prooien die gelijktijdig in de snavel kunnen worden verzameld (Kuifeend en Toppereend).

In de reeks Flevoberichten zijn na 1985 verschenen:

- 250. WAL, C. VAN DER. Dorpen in de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1986.
- 251. BRUINSHORST, J.A. en M.A. VIERGEVER. Statische proefbelastingen. Lelystad, 1985.
- 252. Wadden en landaanwinning: voordrachten, gehouden voor de wetenschappelijke bijeenkomst in mei 1985. Lelystad, 1985.
- 253. NAGTEGAAL, P. De beroepsvisserij in het IJsselmeergebied Lelystad, 1985.
- 254. Jaarverslag 1984 van de onderzoeksafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1985.
- 255. IEDEMA, C.W., en P. KIK. Habitatgebruik en voedselkeuze van grauwe ganzen in de Oostvaardersplassen. Lelystad, 1985.
- 256. NOUTA, R. De voorgeschiedenis, afsluiting, ontginning en de verbouw van cultuurgewassen gedurende de tijdelijke exploitatie in de jaren 1971 t/m 1978 in de Lauwerzee. Lelystad, 1986.
- 257. KRUITWAGEN, P.G. De invloed van verontreinigde neerslagafvoer op de oppervlaktewaterkwaliteit: een modelbenadering. Lelystad, 1986.
- 258. ENTE, P.J., J. KONING en R. KOOPSTRA. De bodem van Oostelijk Flevoland. Lelystad, 1986.
- 259. IEDEMA, C.W. en P. KIK. Het zoetwatermoeras de Oostvaardersplassen. Lelystad, 1986.
- 260. Actualisering van het verkavelingsplan voor het oostelijk deel van Zuidelijk Flevoland eindredactie ir. F.W. Alberts. Lelystad, 1987.
- 261. Verslag studiedag 14 maart 1986 gehouden in het expositiecentrum "Nieuw Land" te Lelystad met als thema "met het oog op de toekomst"/samenstelling J.E. Smid. Lelystad, 1986.
- 262. VIERGEVER, M.A. De ondergrond van Almere: grondmechanische en funderingstechnische gegevens. Lelystad, 1986.
- 263. LEGET, M. De economische ontwikkeling en structuur van de Zuidelijke IJsselmeerpolders. Lelystad, 1987.
- 264. HAAR, E. TER, en A. VAN STRATEN. Verblifsrecreanten in Flevoland: een inventariserend en evaluerend onderzoek naar het gedrag van verblifsrecreanten, in relatie tot inrichtingskenmerken op 15 verblijfssterreinen in Flevoland in augustus 1983. Lelystad, 1987.
- 265. ACHT, W.H.M. VAN, T.J. KAMPHORST en L. TIGELAAR. Beleving, waardering en kennis van natuur bij inwoners van Almere en Huizen. Lelystad, 1986.
- 266. ZIJLSTRA, M. De weidevogelbevolking van de Kievitslanden in de periode 1966-1982. Lelystad, 1986.
- 267. BOELEN, J.J., en E. KONING. Grondverbetering in de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1986.
- 268. BERGER, C., e.a. De kans op blauwalgenbloei in de randmeren van de Markerwaard. Lelystad, 1986.
- 269. Wording en opbouw van de Noordoostpolder: geschiedenis van de ontginning en eerste ontwikkeling (1940-ca 1960). Lelystad, 1986.
- 269. Wording en opbouw van de Noordoostpolder: geschiedenis van de ontginning en eerste ontwikkeling (1940-ca 1960). Deel 2; Het in cultuur brengen der drooggevalen gronden. Lelystad, 1988.
- 269. Wording en opbouw van de Noordoostpolder: geschiedenis van de ontginning en eerste ontwikkeling (1940-ca 1960). Deel 3; De inrichting en ontwikkeling van het landbouwgebied. Lelystad, 1988.
- 269. Wording en opbouw van de Noordoostpolder: geschiedenis van de ontginning en eerste ontwikkeling (1940-ca 1960). Deel 4; De ontwikkeling der dorpen. Lelystad, 1988.
- 271. KONING, J., en P.J. ENTE. De bodemkundige code- en profielenkaart van Zuidelijk Flevoland, schaal 1:25000, kaartbladen, toelichting. Lelystad, 1986.
- 272. Ervaren met spuitvrije akkerbouw op bedrijf NZ 27. Lelystad, 1986.
- 273. EERDEN, M.R. Van en M. ZIJLSTRA. Natuurwaarden van het IJsselmeergebied: prognose van enige natuurwaarden in het IJsselmeergebied bij aanleg van de Markerwaard. Lelystad, 1986.
- 274. FRIELING, D.H. De IJsselmeerpolders: een voorbeeld van ruimtelijke ordening in Nederland, The IJsselmeerpolders: an example of physical planning in the Netherlands. Lelystad, 1986.
- 275. Studie naar de inpassing van geluidshinderaspecten voor weg- en railverkeer in de bestemmingsplannen van Almere/W.F. Landheer, J.E. Smid, C.G.M. Willems (et al.) Lelystad, 1986.
- 276. ACHT, W.N.M. VAN. Natuurbouw in stadsrandgebieden. Lelystad, 1987.
- 277. ROZENDAAL, H., en H.A. VAN MANEN. Het grondwater in het ondiepe pleistocene pakket in Zuidelijk Flevoland (stijghoogte, kwel en kwaliteit), over de periode april 1981-april 1984. Lelystad, 1987.
- 278. Bodemkundig en waterhuishoudkundig onderzoek ten behoeve van de inrichting van het militaire oefenterrein in de Marnewaard (Lauwerszee)/eindred. R.J. de Glopper. Lelystad, 1988.
- 279. NOUTA, R. De voorgeschiedenis, afsluiting, ontginning en de verbouw van cultuurgewassen gedurende de tijdelijke exploitatie in de Lauwerszee, 2e verbeterde druk. Lelystad, 1987.
- 280. Raakvlakken tussen scheepsarcheologie, maritieme geschiedenis en scheepsbouwkunde: inleidingen gehouden tijdens het Glavimans Symposium 1985 / red. R. Reinders. Lelystad, 1987.
- 281. Jaarverslag 1985 van de onderzoeksafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders / eindred. ir. A.J. Hebbink.

282. Ontwikkelingsvisie Oostvaardersplassen / Beheerscommissie Oostvaardersplassen; eindred. G.K.R. Polman en S. Schmidt-ter Neuzen. Lelystad, 1987.
283. New Land: push to mechanization: Amsterdam, 20 to 23 January 1986, congress papers/compiled by A.W. Berkers and H.J. Nijland. Lelystad, 1987.
284. MEBIUS, J.E. Zetting door historische processen in de holocene lagen in het Noord-Hollandse randgebied van de Markerwaard. Lelystad, 1987.
285. Jaarverslag 1986 van de onderzoeksafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders/eindred. ir. A.J. Hebbink. Lelystad, 1988.
286. VOSLAMBER, B. Visplaatskeuze, fourageerwijze en voedselkeuze van aalscholvers in het IJsselmeergebied in 1982. Lelystad, 1988.
287. SLAGER, H., en G.F.J. SMIT. De buitendijkse natuurgebieden langs de Friese IJsselmeerkust: bodem, grondwater en vegetatie, Lelystad, 1988.
288. KLOOSTER, E.W. Arbeidsmarkt en uitgaande pendel Almere 1987. Lelystad, 1988.
289. SMIT, G.F.J. en J. VISSER. Voormalige zandplaten in het Veerse Meer: grondwater en vegetatie. Lelystad, 1988.
290. KLOOSTER, E.W. Arbeidsmarkt en uitgaande pendel gemeente Lelystad 1987. Lelystad, 1988.
291. SCHOLTEN, J. Vijfentwintig jaar drainagematerialenonderzoek bij de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1988.
292. ZWIERS, P.B., en K. VLIERMAN. De Lutina, een Overijssels vrachtschip vergaan in 1888: het onderzoek van een vrachtschip gevonden op kavel H 48 in Oostelijk Flevoland. Lelystad, 1988.
293. Polderlandschap als cultuuruiting: symposiumverslag Genootschap Flevo. Lelystad, 1988.
294. ZWARTS, L. De Bodemfauna van de Fries-Groningse Waddenkust. Lelystad, 1988.
295. CONSTANDSE, A.K. Boeren in Flevoland 2: nieuwe beschouwingen over plattelandscultuur in de nieuwe IJsselmeerpolders. Lelystad, 1988.
296. KLOOSTER, E.W. Arbeidsmarkt en uitgaande pendel gemeente Zeewolde 1987. Lelystad, 1989.
297. Jaarverslag 1987 van de onderzoeksafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, eindredactie ir. H.J. Winkels. Lelystad, 1989.
298. NAWIJN, K.E. Almere hoe het begon: achtergronden, herinneringen en feiten uit de eerste ontwikkelingsjaren van Almere. Lelystad, 1988.
299. KLOOSTER, E.W. Arbeidsmarkt en uitgaande pendel in drie plattelandsgemeenten: Dronten, Noordoostpolder en Urk. Lelystad, 1990.
300. 't Blijft mensenwerk. Een bundel opstellen aangeboden aan prof. dr. R.H.A. van Duin i.i. bij zijn ambtelijk afscheid / eindred. A.K. Constandse, J.H. van Kampen en S. Schmidt-ter Neuzen. Lelystad, 1989.
301. NIP, J., en A. Arnoldussen. Ontwikkelingsplan Horsterwold. Lelystad, 1991.
302. HABEKOTTE, A. Invloed van de zaaitijd op opbrengst en ontwikkeling van winterkoolzaad en granen. Lelystad, 1991.
303. BEEMSTER, N., H. DROST en M.R. VAN EERDEN. Evaluatie van het beheer in het natuurgebied in het Lauwersmeer in de periode 1982-1987. Lelystad, 1989.
304. LEMKES-STRAVER, E.P.J. De starterscompetitie Flevoland 1982/1983: een nabeschuwing. Lelystad, 1991.
305. Richtlijnen voor veldwerkzaamheden bij de afdeling Waterhuishouding; eindredactie H. de Roo. Lelystad, 1989.
306. GLOPPER, R.J. de. Land subsidence and soil ripening. Lelystad, 1989.
307. Randmerensymposium. Verslag van inleiding en discussie van het symposium over de Randmeren van Flevoland, Genootschap Flevo 9-6-1989. Lelystad, 1991.
308. Op stap in het Zuiderzeeproject. Publikatie van lezingen, gehouden tijdens de HLI-woensdagochtendbijeenkomst 17 mei 1989, ter gelegenheid van het afscheid van dr. J.H. van Kampen als directeur landinrichting. Eindredactie E. ten Berge. Lelystad, 1991.
309. Jaarverslag 1988 van de onderzoeksafdelingen van de RIJP (RWS, directie Flevoland i.o.). Eindredactie H.J. Winkels. Lelystad, 1991.
310. Beheersvisie Krammer-Volkerak, Eendracht en Zoommeer. Lelystad, 1991.
311. CONSTANDSE, A.K., M.K. SCHONK en H.J. van HAPEREN. Leven in Lelystad 1988: voortgezet onderzoek naar de kwaliteit van het bestaan in een nieuwe stad. Lelystad, 1991.
312. SLAGER, H., en J. VISSER. Abiotische kenmerken van de drooggevalen gebieden in de Grevelingen. Lelystad, 1990.
313. LINDEN, M.J.H.A. VAN DER. Nitrogen and phosphorus economy of reed vegetation in the polder Zuidelijk Flevoland (The Netherlands). Lelystad, 1991.
316. PAS, J.B. VAN DER, W. BOXSEM en W. DE VRIES. Beplanting in de Lauwerszee: beheerervaring met bos- en landschappelijke beplantingen in de periode 1971-1987. Lelystad, 1990.
317. De bedrijfsgrootte voor akkerbouwbedrijven in het Centraal kleigebied (een verkennende studie). Lelystad, 1990.
318. DEGENAAR, J.H.M. Winkelplanning Zeewolde 1990 en volgende jaren. Lelystad, 1990.
319. WAL, C. VAN DER, De ruimtelijke opbouw van de Noordoostpolder: jongere bouwkunst en stedenbouw in de Noordoostpolder.
320. Design and execution of drainage projects in Egypt, ed. H.J. Nijland. Lelystad, 1991.
321. GROEN, K.P. De geschiedenis van het zoutonderzoek in Nederland. Lelystad, 1991.
322. Scheepsarcheologie: prioriteiten en lopend onderzoek; inleidingen gehouden tijdens de Falvimans symposia in 1986 en 1988. Red. Reinder Reinders en Rob Oosting. Lelystad, 1991.

323. OOSTING, R. en K. VLIJMAN. De Zeehond, een Groninger tjalk gebouwd in 1878, vergaan in 1886. Lelystad, 1991.
324. POORTER, E.P.R. Bewick's swans *cygnus columbianus bewickii*, analyses of breeding success and changing resources. Lelystad, 1991.
325. WINKELS, H.J. en A. VAN DIEM. Opbouw en kwaliteit van de waterbodem van het Ketelmeer. Lelystad, 1991.
326. VINK, J.P.M. en H.J. WINKELS. Opbouw en kwaliteit van de waterbodem van het IJsselmeer. Lelystad, 1992.
327. SLAGER, H. De waterhuishouding van de bossen in Zuidelijk Flevoland 1980-1989. Lelystad, 1991.
328. Jaaroverzicht scheepvaart IJsselmeergebied 1990. Lelystad 1991.
329. Krammer-Volkerak zoet en helder. Lelystad, 1991.
330. VIERGEVER, M.A. Evaluatie van het lange termijn zettingsonderzoek in Almere. Lelystad, 1991.
331. MOORTELO, A. VAN DE. A cog-like vessel from The Netherlands. Lelystad, 1991.
332. GLOPPER, R.J. DE, A.G.M. MINTEN en H.J. WINKELS. Chemische rijping van de bodem in Zuidelijk Flevoland. Lelystad, 1992.
333. Zand boven water deel 1: beleidsnota oppervlaktedelfstoffenwinning wateren IJsselmeergebied 1991-2000. Lelystad, 1991.
334. Zand boven water deel 2: milieu-effectrapport oppervlaktedelfstoffenwinning wateren IJsselmeergebied 1991-2000. Lelystad, 1991.
335. Integraal waterbeheer Ketelmeer: nader onderzoek bodem Ketelmeer. Lelystad, 1992.
336. Jaaroverzicht scheepvaart IJsselmeergebied 1991. Lelystad, 1992.
337. Milieu-effectrapport en projectnota: baggerspeciebergingslocatie Ketelmeergebied deel 1: afweging van varianten. Lelystad, 1992.
338. Integraal waterbeheer Ketelmeer: saneringsonderzoek waterbodem Ketelmeer. Lelystad, 1992.
339. Jaaroverzicht scheepvaart IJsselmeergebied 1992. Lelystad, 1993.
340. DUIN, R.H.A. van. Wel en wee rond de Oostvaardersplassen en de inrichting van Zuidelijk Flevoland. Lelystad, 1993.
341. HEERDT, G. TER. Zaadvorraad in de bodem van open water in het Oostelijk peilgebied van de Oostvaardersplassen. Lelystad, 1993.
342. BERG, G.A. VAN DEN, EN J.P.G. LOCH. De chemie van verontreinigd baggerslib in depot: een kennisinventarisatie. Lelystad, 1993.
343. Zand boven water deel 3: aanvullingen op het milieu-effectrapport oppervlaktedelfstoffenwinning wateren IJsselmeergebied. Lelystad, 1993.
344. WINKELS, H.J., EN J.P.M. VINK. Bodemopbouw, bodemkwaliteit en hoogteligging van de Biesboschpolders Mariapolder, Plattehoek en Vijf Ambachten. Lelystad, 1993.
345. HEERDT, G.N.J. TER. De invloed van de weersomstandigheden op de ontwikkeling van pionier- en lisdoddevegetaties in een drooggevalen plas. Lelystad, 1993.
346. HAAR, E. TER. Recreatief-toeristische bedrijvigheid in het IJsselmeergebied. Lelystad, 1993.
347. HOUWEN, C. VAN DER. Economische modellering van akkerbouwbedrijven in Zuidelijk Flevoland in relatie tot milieu en EG-beleid. Lelystad, 1993.
348. CORNELISSEN, P., J.T. VULINK EN H.J. DROST. Integraal begrazingsadvies Krammer-Volkerak, Eendracht, Zoommeer 1992. Lelystad, 1994.
349. Milieu-effectrapport en projectnota deel 2: uitwerking depot-ontwerp. Lelystad, 1994.
350. Overzicht scheepvaart IJsselmeergebied 1993. Lelystad, 1994.
351. Markiezaat 10 jaar afgesloten / Y.J.B. Röling (eindred.) Lelystad, 1994.
352. ELBERSEN, B.S. Flexibiliteit van de landbouwstructuur op het nieuwe land. Lelystad, 1994.
353. HOEKSTRA, A., EN T. VULINK. De sociale organisatie van een kudde Heckrunderen: het ontstaan van stiergroepen. Lelystad, 1994.
354. BEEMSTER, A.H. EN A.J. HEBBINK. Onderzoek naar de hydrologische effecten van zandwinning in het IJsselmeer op de kavels langs de Noordermeerdijk. Lelystad, 1994.
355. DEURSEN, E.J.M. VAN. Modellering van de vegetatie-ontwikkeling in het binnenkaadse gebied van de Oostvaardersplassen bij verschillende waterpeilsenario's. Lelystad, 1994.
356. HANGANU, J. and H.J. DROST. Explanation to the vegetation map of the Romanian Danube Delta Biosphere Reserve. Lelystad, 1994.
357. WOLTERS, H.A. Neerslag en afvoer in het landelijk gebied van Flevoland (nog niet verschenen).
358. nog niet verschenen.
359. nog niet verschenen.
360. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel A: hoofdrapport / J. Proost (nog niet verschenen).
361. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel B: Bodemfysische aspecten / J.J. Schout (nog niet verschenen).
362. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel C: Waterhuishoudkundige aspecten / H.A. Wolters (nog niet verschenen).
363. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel D: Waterkwaliteitsaspecten en het model Alga / S.G. Vermij (nog niet verschenen).
364. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel E: Dierecologische aspecten / B. Voslamber (nog niet verschenen).
365. MEULEN, Y. VAN DER en H. WINKELS. Monitoring in het Nationaal park de Biesbosch.

366. HUIJSER, M.P. en Y.J.B. RÖLING. Effecten van begrazing door grote herbivoren op de vegetatie in het Lauwersmeergebied. Lelystad, 1995.
367. CORNELISSEN, P. en T. VULINK. Begrazing in jonge wetlands: Lauwersmeer, Zoutkamperplaat, Oostvaardersplassen, Het Stort, Grevelingen, Slikken van Flakkee. Lelystad, 1995.
368. MANEN, H.A. VAN. Waterbalans van de Binnenschelde. Lelystad, 1995.
370. Zijlstra, E.F. Het Lauwersmeergebied: 13 jaar maandelijks vogeltellingen (nog niet verschenen).
371. A.M. BLOMERT, J. V.D. KAMP, L. ZWARTS. De muggelarven van de Oostvaardersplassen (nog niet verschenen).
372. VIERGEVER, M.A. Selectie gidsobjecten Hoorn, beschrijving methodiek (nog niet verschenen).
373. LEEUW, J.J. DE, EN M.R. VAN EERDEN. Duikeenden in het IJsselmeergebied: herkomst, populatie-structuur, biometrie, rui, conditie en voedselkeuze.
374. HIN, J.A., E.M. VAN DE LAAR, C.A. VAN LOO, G.L. MESMAN, SCHULTZ EN J. SEVINK. De invloed van inundatie op de ruimtelijke variatie in ontkalking van grond in de Biesbosch.
375. BERG, G.A. VAN DEN EN J.P.G. LOCH. Bodemchemisch onderzoek naar het gedrag van metalen en ontkalking bij inundatie van gronden en polders in de Biesbosch.
376. DOORNALEN, J. VAN, J.D. JORRITSMA, J. ROZEMA, R.A. BROEKMAN, H.J.M. NELISSEN. Biomonitoring van Cd, Cu, Pb en Zn met *Urtica dioica* (grote brandnetel) in de Biesbosch: eindrapportage. Lelystad, 1995.
377. WOLTERS, H.A. EN E. VOS. Waterhuishouding van de polder Plattehoek in de Sliedrechtse Biesbosch.
378. H.J. VISSER. Het Grevelingenmeer, natuurlijk ingericht: Achtergronden van 25 jaar inrichting en beheer. Lelystad, 1995.
379. Cornelissen, P., E.J.M. van Deursen & J.T. Vulink. Jaarrondbegrazing op de Zoutkamperplaat in het Lauwersmeergebied: effecten op de vegetatie en zelfredzaamheid van runderen en paarden (nog niet verschenen).
380. HAAR, E. TER, B.W. HUISINGA, J. VERHORST. Vaargedrag op het Markermeer/IJmeer. Lelystad, 1995.
381. N. BEEMSTER. De betekenis van grootschalige wetlands in Nederland voor roofvogels (nog niet verschenen).

