

Mannelijke en vrouwelijke Goudplevieren *Pluvialis apricaria* zijn wat betreft hun uitwendige en inwendige afmetingen volkomen identiek

Golden Plovers *Pluvialis apricaria* do not show sexual dimorphism in external and internal linear dimensions

JOOP JUKEMA & THEUNIS PIERSMA

Bij veel steltlopersoorten verschillen de mannetjes en de vrouwtjes in grootte, waarbij zowel het mannetje (zoals bij Kemphanen *Philomachus pugnax*) als het vrouwtje (zoals bij Bonte Strandlopers *Calidris alpina* en Rosse Grutto's *Limosa lapponica*) de grootste kan zijn. Dit heeft veel aandacht gekregen in de literatuur. Enerzijds was men geïnteresseerd in de toepassing van meetbare grootteverschillen om mannen en vrouwen in de hand uit elkaar te houden (Green 1973, Maron & Myers 1984, Wood 1988, Chylarecki & Sikora 1990, Piersma & Jukema 1990) of in het veld (Piersma 1982, Zwarts 1988, Thompson 1990, Zwarts *et al.* 1990). Anderzijds bleken er interessante relaties te bestaan tussen de mate van seksuele dimorfie en karakteristieken van paarvorming, ouderzorg en voedselverwerving (Jehl & Murray 1986, Jönsson & Alerstam 1990). Zo is de sexe die zich het duidelijkst door middel van agressieve interacties van een territorium dan wel van één of meerdere partners tracht te voorzien, vaak het grootst (en het sterkst?): bij Kemphanen het mannetje, bij franjepoten het vrouwtje. Een andere selectiedruk doet zich voor na het uitkomen van de eieren. De sexe die de kuikens tijdens het opgroeien begeleidt, krijgt te maken met voor kuikens geschikte habitats en voedsel. Daarbij zou een relatief korte snavel misschien het beste van pas komen en een klein lichaam tevens energiekosten besparend werken (Jönsson & Alerstam 1990). Bij Kemphanen zijn de relatief kleine en kortsnavelige vrouwtjes verantwoordelijk voor de kuikenzorg (van Rhijn 1991) en bij Bonte Strandlopers de kleine kortsnavelige mannetjes (Jönsson 1987).

Sexe-gebonden verschillen in grootte komen in de familie der strandlopers (Scolopacidae) veel meer voor dan bij plevieren (Charadriidae) (tabel 1, en zie Jehl & Murray 1986). Slechts bij enkele soorten plevieren verschillen man en vrouw significant in grootte, zoals Morinelplevieren *Charadrius morinellus* waarbij mannetjes kleiner zijn dan vrouwtjes (bijlage 1, Kålås 1987) en kieviten (Vanellinae), waarbij de mannetjes vaak het grootst zijn (bijlage 1).

Uit tabel 1 en bijlage 1 blijkt tevens dat verschil-

len tussen mannetjes en vrouwtjes in sommige lichaamsmaten (met name vleugel- en snavelengte) duidelijker naar voren komen dan in andere. Dit kan te maken hebben met de nauwkeurigheid waarmee de maten genomen kunnen worden, maar ook met de mate waarin de lichaamsmaten de verschillen in selectiedruk tussen mannen en vrouwen weerspiegelen. Sexe-gebonden verschillen in snavelengte komen bijvoorbeeld vaak voor bij tastjagende, met de snavel borende, steltlopers. De nauwe koppeling tussen snavelengte en individueel voedselaanbod bij deze vogels (zie bijvoorbeeld Ens & Zwarts 1980, Zwarts & Wanink 1984, Zwarts 1988), geeft klaarblijkelijk goede aanknopingspunten voor de evolutie van seksuele dimorfie als gevolg van sexe-specifieke verschillen in selectiedruk (zie verder Jehl & Murray 1986). Als het bijvoorbeeld handig is dat één van de partners voor de jongen zorgt omdat de ander al veel heeft geïnvesteerd in het broeden en daardoor een conditiekort heeft opgebouwd, dan kunnen de specifieke voedselomstandigheden in de tijd dat de jongen opgroeien, leiden tot snavelaanpassingen bij de voor de kuikens verantwoordelijke sexe. Eventuele veranderingen in snavelvorm of -lengte zullen op hun beurt weer hun weerslag hebben op het foerageergedrag en habitatgebruik in de rest van het jaar. Zo kan een beginnende vorm van seksuele dimorfie worden versterkt, maar natuurlijk ook worden verzwakt.

Hoewel in broedkleed de sexen van de Goudplevier redelijk goed zijn te onderscheiden op grond van de kleur van de buikveren (effen zwart bij mannen, oneffen zwartbruin bij vrouwen), bestaat er geen eenduidigheid over eventuele verschillen in grootte. Cramp & Simmons (1983) konden dergelijke verschillen niet aantonen, maar een steekproef van 295 Goudplevieren, gevangen in de voorjaren van 1990 en 1991 en naar geslacht onderscheiden op grond van aanwezig broedkleed, gaf significant langere vleugels en pootlengtes bij de mannen, al bestond het absolute verschil uit maar één mm (J. Jukema ongepubl., Jukema 1991). Tevens waren in het vroege voorjaar de vrouwtjes significant lichter in gewicht dan de mannetjes, wat ook op verschil-

len in lichaamsgrootte kan wijzen (hoeft echter niet, omdat eiwit- en vetreserves in gewicht kunnen verschillen, zie Piersma & Davidson 1991, Piersma *et al.* 1991).

Omdat het handig zou zijn een lichaamsmaat te vinden waarmee mannelijke en vrouwelijke Goudplevieren in winterkleed (in najaar, winter en vroeg voorjaar) zijn te onderscheiden, waren wij gemotiveerd om goed naar eventuele verschillen te zoeken. De gedachte was dat, als we maar netjes genoeg voldoende maten zouden nemen bij een groot aantal vogels die wij met zekerheid konden sexen, de (kleine) verschillen vanzelf aan het licht zouden komen. Een steekproef van 82 Goudplevieren werd daartoe uitgebreid doorgemeten en de sexe werd bepaald door de geslachtsorganen te bekijken. Toen wij daarvoor de kans hadden, werden naast een aantal uitwendige standaardmaten (vleugel, snavel, kop en poot) ook een aantal inwendige skeletmaten genomen. Het was immers mogelijk dat mannelijke en vrouwelijke Goudplevieren meer qua skeletbouw dan qua extremiteiten verschillen.

Materiaal en methode

Door de Vereniging Het Friesche Vogelvaardersbelang (een vijftigtal Friese wilsterflappers; zie Eenshuistra 1973) werden ons 82 vangstslachtoffers ter beschikking gesteld afkomstig uit de periode oktober-april 1988-91 (Piersma *et al.* 1991 gebruikten dezelfde serie vogels). De steekproef bestond uit 12 mannelijke en 8 vrouwelijke eerstejaars vogels en 27 mannelijke en 35 vrouwelijke Goudplevieren ouder dan één jaar.

De dieren werden meteen gewogen, ingevroren en in luchtdichte verpakking bewaard bij -20°C. Na het ontdooien werden ze opnieuw gewogen en op leeftijd gebracht aan de hand van ruipatronen in de armpennen (Jukema 1982). De volgende uitwendige maten werden genomen: 1) vleugellengte (vrijwel zoals beschreven door Evans 1986, maar met de elleboog in een wat grotere hoek gehouden), 2) snavelengte (vanaf veerrand aan bovenkant snavel tot snavelpunt), 3) totale koplengte (zie Green 1980) en 4) pootlengte (zie Piersma 1984b). Vleugel- en pootlengte maten we op 1 mm nauwkeurig met een lineaal met opstaande rand; snavel- en koplengte

op 0.1 mm nauwkeurig met een schuifmaat. De dieren werden vervolgens ontleed en hun geslacht werd bepaald door te kijken of ze testikels dan wel eierstokken en eileiders bezaten. Tenslotte werden er zes skeletmaten bepaald (A-F) met een schuifmaat tot op 0.1 mm nauwkeurig. Maat A is de borstkamlengte, B de borstkamhoogte, C de lengte van het coracoid-botje en D de halve breedte van het borstbeen (deze vier maten worden uitvoerig beschreven door Piersma *et al.* 1984). E is de totale borstbeenlengte gemeten over de rugzijde van het borstbeen. F is de overlangse afstand tussen het schoudergewricht en de midden-achterzijde van het borstbeen. Uit de maten A-D is het standaard-borstspier-volume (*Standard Muscle Volume*, of SMV) te berekenen volgens de formule $SMV = B \times ((0.433 \times C^2) + (A \times D))$ (Evans & Smith 1975, Piersma *et al.* 1984). Alle uitwendige maten werden genomen door J. J., alle inwendige door T. P.

Van de 1093 Goudplevieren die werden gevangen in de laatste twee decaden van maart en de eerste van april 1990 en 1991 door de Wilsterwerkgroep (Jukema 1991) werden zowel de vleugellengte, de pootlengte als het gewicht gemeten.

Resultaten

Bij geen van de uitwendige of inwendige lichaamsmaten konden wij met behulp van variantie-analyses significante verschillen op het 5% niveau tussen de gemiddelde afmetingen van de vier leeftijden sexe-categorieën aantonen. Ook toetsing van de verschillen tussen de gemiddelden voor jonge en oude vogels per sexe, leverde geen significante verschillen op (Student's t-toetsen, $P > 0.05$).

We hebben daarom de twee leeftijds categorieën gecombineerd en opnieuw de verschillen tussen de sexen bekeken (tabel 2). Bij geen van de lichaamsmaten waren de minieme verschillen tussen mannen en vrouwen statistisch significant (Student's t-toetsen, $P > 0.05$). Ook de gemiddelde berekende koplengte (totale kop minus snavelengte) was bij mannen en vrouwen eender (hoewel verschillend bij broedende Zilverplevieren *Pluvialis squatarola* volgens Chylarecki & Sikora 1990).

Tabel 1. Verschillen in het voorkomen van seksuele dimorfie in de lichaamsafmetingen van plevieren (Charadriidae) en van strandlopers (Scolopacidae), uitgedrukt als percentage van de soorten waarbij de verschillen in afmetingen tussen mannetjes en vrouwtjes volgens Cramp & Simmons (1993) statistisch significant zijn (gegevens in bijlage 1; $N=15-18$ voor de plevieren en $N=50-51$ voor de strandlopers). *Occurrence of sexual dimorphism in the linear dimensions of plovers (Charadriidae) and sandpipers (Scolopacidae), expressed as the percentage of species that show statistically significant differences between males and females according to Cramp & Simmons (1983). The data are listed in Appendix 1, with N-values of 15-18 for different measurements for plovers and 50-51 for sandpipers.*

	Vleugel Wing	Staart Tail	Snavel Bill	Tarsus	Teen Toe
Charadriidae	22%	6%	6%	17%	7%
Scolopacidae	75%	43%	73%	59%	36%

Tabel 2. Afmetingen van 82 inwendig gesexede Goudplevieren afkomstig uit Friesland. Alle maten zijn in mm, behalve Standard Muscle Volume (SMV) dat wordt gegeven in cm³. De afmetingen worden beschreven in de tekst. *Dimension of 82 internally sexed Greater Golden Plovers from staging and wintering areas in Friesland. The internal (skeletal) measurements A to D make up the Standard Muscle Volume (SMV) and are outlined by Piersma et al. (1984) as follows: A is the internal length of the sternum at the junction of raft and keel, B is the height of the keel, C is the length of the coracoid and half of the anterior part of the raft and D is the width of the bony raft, measured immediately behind the posterior rib. E is the length of the sternum along its ventral edge and F is the diagonal sternum, from the distal notch of coracoid to the posterior mid-line point of sternum. All measurements are in mm, except SMV which is in cm³.*

	Vrouwen <i>Females</i>	Mannen <i>Males</i>	Algemeen gemiddelde <i>Overall average</i>	SD	min.-max. <i>range</i>
Uitwendige afmetingen <i>External measurements:</i>					
Vleugellengte <i>Wing</i>	192.07	191.54	191.83	4.01	180 - 203
Snavellengte <i>Bill</i>	22.53	22.43	22.49	0.88	20.9 - 25.5
Totale kop <i>Total head</i>	59.79	59.98	59.88	1.06	57.0 - 62.2
Pootlengte <i>Tarsus + toe</i>	73.33	73.18	73.26	3.18	57 - 80
Inwendige afmetingen <i>Internal measurements:</i>					
A (borstkamlengte)	49.22	48.79	49.01	1.63	45.8 - 54.9
B (borstkamhoogte)	21.66	21.43	21.55	0.78	19.6 - 23.4
C (coracoïd lengte)	28.33	28.11	28.23	1.39	24.2 - 33.6
D (borstbeenbreedte)	13.11	12.99	13.05	0.73	11.5 - 14.8
E (borstbeenlengte)	55.49	55.40	55.45	1.62	50.4 - 59.3
F (borstkas-overlans)	71.67	71.31	71.50	2.15	61.4 - 75.3
SMV (borstspiervolume)	21.55	20.96	21.27	1.82	17.8 - 25.2

Discussie

In tegenstelling tot de resultaten van de grote steekproef van in het veld gemeten en op grond van kleedkleur gesexede Goudplevieren (J. Jukema ongepubl.), vonden wij bij de in het laboratorium onderzochte steekproef van 82 vogels geen verschillen in de afmetingen van mannen en vrouwen. De discrepantie kan ten minste drie oorzaken hebben: 1) een onnauwkeurige geslachtsbepaling op grond van kleedkleur, 2) een correlatie tussen de mate van zwarting van borst en buik, en de grootte onafhankelijk van de sexe, en 3) het verschil in steekproefgrootte waarbij de kleine sexe-gebonden verschillen zelfs bij 82 dieren niet aangetoond kunnen worden. In elk van de gevallen komt het er op neer dat mannetjes en vrouwtjes bij Goudplevieren ongeveer even groot zijn.

Bij de meeste gewervelde dieren (inclusief onze eigen soort, Rogers & Mukherjee 1992) verschillen vrouwen en mannen wel in grootte, in ogenschijnlijke samenhang met verschillen in selectiedruk waaraan elk van de sexen bloot staat (Alexander *et al.* 1978). Bij de sexueel monomorfe Goudplevier zijn de verschillen in gedrag vermoedelijk niet zo uitgesproken. Buiten de broedtijd zijn er sowieso geen verschillen aangetoond, behalve dan dat de mannen gezien het toenemende percentage vrou-

wen in het voorjaar, iets eerder naar de noordelijke broedgebieden lijken te trekken (pers. obs.). In het broedgebied vervullen mannen een wat agressievere rol dan vrouwen, en lijken mannen een wat groter deel van de kuikenbewaking voor hun rekening te nemen (Cramp & Simmons 1983).

Toch vonden Chylarecki & Sikora (1990) bij de nauwverwante Zilverplevier wel verschillen in lichaamsgrootte, waarbij met name de koplengte bij mannetjes het grootst was. Zij merken echter op dat de in het broedgebied gevonden verschillen niet terug te vinden zijn in de afmetingen van tijdens de doortrek gevangen vogels. Ze trachten dit te verklaren door disassortative mating (paring door partners die veel van grootte verschillen) in de broedgebieden te veronderstellen. De enige gedetailleerde studie van dit fenomeen bij een plevierensoort (Kleine Plevier *Charadrius dubius*, Hedenström 1987), laat echter juist het tegenovergestelde zien: assortative mating, partners van gelijke grootte zoeken elkaar op (zie Jehl & Murray 1986 voor meer informatie over deze problematiek).

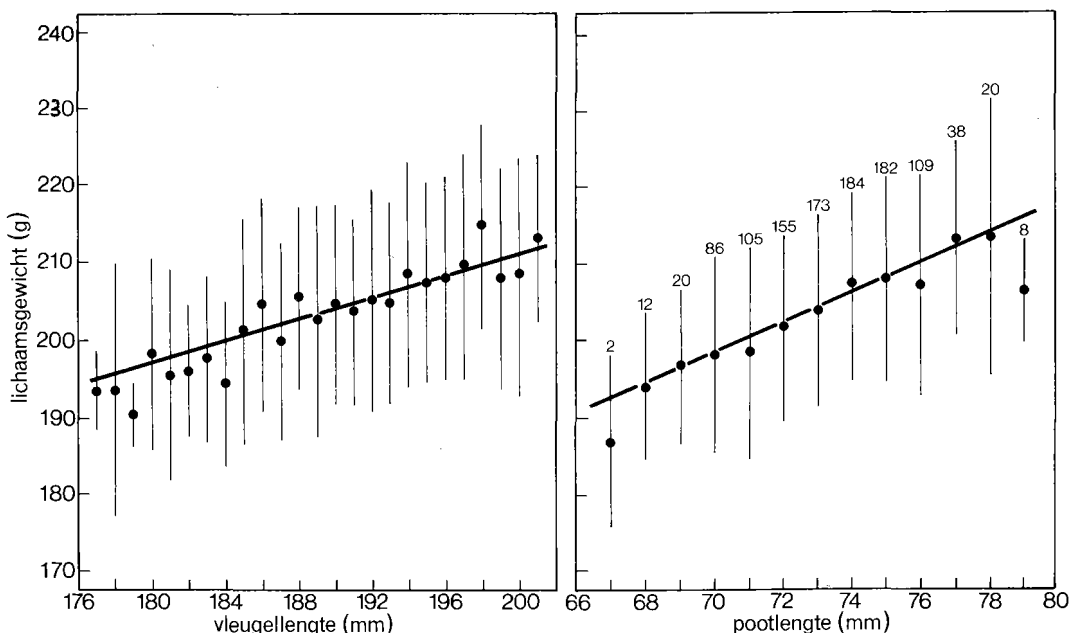
Als we de lichaamsmaten van Goudplevieren niet kunnen gebruiken om de sexen te onderscheiden, was het nemen van al die maten dan zonde van het werk? Mogelijk niet, omdat de afmetingen van

een vogel ook iets kunnen zeggen over (structurele) grootte (Piersma 1984a). Vaak willen wij het gewicht van een vogel interpreteren als een maat voor conditie, oftewel de mate waarin vogels vet of eiwit bij zich dragen. Aangezien individuele gewichten slechts voor een deel de vet- en eiwitreserves, maar ook de structurele grootte weerspiegelen (Piersma & Davidson 1991), moeten wij gewicht eigenlijk voor grootte corrigeren. Het is gebruikelijk daartoe gewicht te delen door een lichaamsmaat (vaak vleugellengte, zie bijvoorbeeld Owen & Cook 1977 of Davidson 1983) zonder dat men zich afvraagt of vleugellengte wel een goede maat is, of dat "delen door" wel een juiste berekeningswijze is (Summers 1989). Een manier om te kijken welke lichaamsmaten de structurele grootte goed weergeven, is te onderzoeken welke maten het beste met gewicht correleren in een tijd van het jaar dat de vogels licht zijn (weinig reserves bij zich dragen) of bij vogels die van de honger zijn gestorven en dus al hun reserves hebben verbruikt (Piersma 1984a, 1988).

Wij hadden gegevens van 1093 Goudplevieren beschikbaar die alle waren gevangen tussen 11 maart en 10 april, een tijd waarin Goudplevieren licht zijn (Jukema 1982, 1991) en weinig reserves bij zich dragen (Piersma *et al.* 1991). Van de twee gemeten maten bleek pootlengte beter met li-



Goudplevier, 15 juli 1981. Noorwegen (Harry Koks). *Golden Plover Pluvialis apricaria*.



Figuur 1. Relatie tussen lichaamsgewicht en vleugellengte (links) en pootlengte (rechts) van Goudplevieren gevangen tussen 11 maart en 10 april 1990-91, een tijd van het jaar waarin ze erg licht zijn. Per vleugel- of pootlengteklasse wordt het gemiddelde gewicht ± 1 standaardafwijking gegeven. Bij pootlengte staan ook de aantallen gemeten vogels per categorie; de N-waarden per klasse voor vleugellengte zijn uiteraard wat kleiner omdat het aantal categorieën groter is. De dikke lijnen geven de lineaire verbanden weer; voor vleugellengte is dat $y=0.688x + 73.2$ ($r^2=0.05$, $P<0.05$), voor pootlengte $y=1.916x + 63.8$ ($r^2=0.09$, $P<0.05$). *Body mass as a linear function of wing length (left) and tarsus + toe length (right) in 1093 Greater Golden Plovers captured between 11 March and 10 April 1990-91, a time of year when they carry least nutrient reserves. Averages ± 1 SD are given, with N-values for tarsus + toe. For body mass on wing length the regression is $y=0.688x + 73.2$ ($r^2=0.05$, $P<0.05$); for tarsus + toe $y=1.916x + 63.8$ ($r^2=0.09$, $P<0.05$).*

chaamsgewicht te correleren ($r=0.31$) dan vleugellengte ($r=0.23$) (figuur 1). Indien we lichaamsgewicht willen interpreteren als maat voor de conditie van individuele Goudplevieren, dan kunnen we hun gewichten dus het beste met de pootlengte corrigeren voor variatie in structurele grootte. Het meten van de pootlengte was dus wel degelijk ergens goed voor.

Dankwoord Dank aan de leden van de Wilsterwerkgroep (Mient Dillema, Arend Kuiper, Lutzen Louwsma, Catrinus Monkel, Albert Mulder, Jurrien Ottens, Gert Slijkerman, Jan Staal, Keimpe Visser en Douwe van der Zee) voor het beschikbaar stellen van biometrische gegevens, aan Ulbe Rijpma voor het invoeren in de computer daarvan, aan Annemiek Scheele, Cherry Ott, Anne Dekinga en Anita Koolhaas voor hun hulp bij de verwerking van de vangstslachtoffers, en aan Dick Visser voor het tekenen van de figuur. Petra de Goeij, Martin Poot, Hans Schekkerman en Jan Hulscher lazen het verhaal en lieten weten wat ze er van dachten. Zoals gebruikelijk, leverde de Limosa-redactie vriendelijk en opbouwend commentaar.

Summary

A sample of 82 Greater Golden Plovers accidentally killed during large-scale netting operations in the northern Netherlands in the winter seasons 1988-1991, was examined for sexual dimorphism in their external and internal dimensions (wing, bill, total head, tarsus + toe length and six skeletal measurements). We found no size differences between adult and first-winter birds, nor between males and females in the pooled samples. Apparently, Golden Plovers are truly sexually monomorphic in size. This contrasts with earlier findings for Grey Plovers *Pluvialis squatarola* on the breeding grounds, and for many other wader species, especially in the sandpiper family Scolopacidae (Appendix 1). External dimensions being unsuitable to indicate sex in the Golden Plover, we examined the potential use of wing length and tarsus + toe length as structural size variables. A regression analysis of data from 1093 Golden Plovers captured during the period of their early spring low mass (no large nutrient reserves), suggests that tarsus + toe length is the better estimator of structural size.

Literatuur

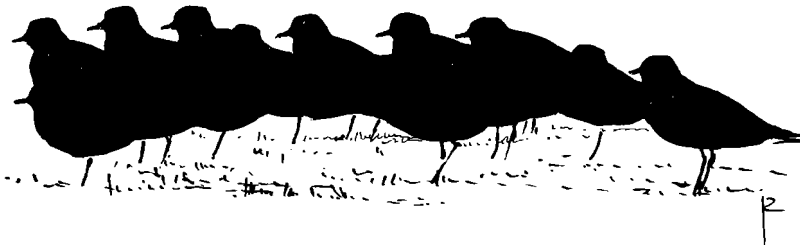
- ALEXANDER R. D., HOOGLAND J. L., HOWARD R. D., NOONAN K. M. & SHERMAN P. W. 1978. Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. In N. A. CHAGNON & W. IRONS (eds), *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective*, p. 402-435. Duxbury Press, North Scituate, Mass.
- CHYLARECKI P. & SIKORA A. 1990. Sexual differences in biometrics and moult of Grey Plovers breeding in West Siberia. *Wader Study Group Bull.* 59: 7.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (eds). 1983. *The Birds of the Western Palearctic*, 3. Oxford University Press, Oxford.
- DAVIDSON N. C. 1983. Formulae for estimating the weights and fat reserves of live shorebirds. *Ring. & Migr.* 4: 159-166.
- EENSHUISTRA O. 1973. Goudplevier en wilstervangst. *Fryske Akademy, Ljouwert*.
- ENS B. & ZWARTS L. 1980. Wulpen op het wad van Moddergat. *Watervogels* 5: 108-120.
- EVANS P. R. 1986. Correct measurement of the wing-length of waders. *Wader Study Group Bull.* 48: 10-11.
- EVANS P. R. & SMITH P. C. 1975. Studies of shorebirds at Lindisfarne, Northumberland. 2. Fat and pectoral muscles as indicators of body condition in the Bar-tailed Godwit. *Wildfowl* 26: 37-46.
- GREEN G. H. 1973. Some notes on Bar-tailed Godwit ringing, biometrics and moult. *Wader Study Group Bull.* 8: 4-8.
- 1980. Total head length. *Wader Study Group Bull.* 29: 18.
- HEDENSTRÖM A. 1987. Assortative mating in the Little Ringed Plover *Charadrius dubius*. *Ornis Scand.* 18: 325-327.
- JEHL J. R. JR & MURRAY B. G. JR. 1986. The evolution of normal and reverse sexual dimorphism in shorebirds and other birds. *Curr. Ornithol.* 3: 1-86.
- JÖNSSON P. E. 1987. Sexual size dimorphism and disassortative mating in the Dunlin *Calidris alpina schinzii* in southern Sweden. *Ornis Scand.* 18: 257-264.
- JÖNSSON P. E. & ALERSTAM T. 1990. The adaptive significance of parental role division and sexual size dimorphism in breeding shorebirds. *Biol. J. Linnean Soc.* 41: 301-314.
- JUKEMA J. 1982. Rui en biometrie van de Goudplevier *Pluvialis apricaria*. *Limosa* 55: 79-84.
- 1991. Verslag van de Wilsterwerkgroep over lopend onderzoek naar doortrekkende Goudplevieren in Nederland. *Vanellus* 44: 97-106.
- KÅLÅS J. A. 1987. Mating system and sexual dimorphism in the Dotterel (*Charadrius morinellus*). Dissertation, University of Bergen.
- MARON J. L. & MYERS J. P. 1984. A description and evaluation of two techniques for sexing wintering Sanderlings. *J. Field Ornithol.* 55: 336-342.
- OWEN M. & COOK W. A. 1977. Variations in body weight, wing length and condition of Mallard *Anas p. platyrhynchos* and their relationship to environmental changes. *J. Zool., Lond.* 183: 377-395.
- PIERSMA T. 1982. Foraging of Bar-tailed Godwits. In W. ALTENBURG, M. ENGELMOER, R. MES & T. PIERSMA (eds), *Wintering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania*, p. 135-148. Stichting Veth tot steun aan Waddenonderzoek, Leiden.
- 1984a. Estimating energy reserves of Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* on the basis dimensions. *Ardea* 72: 119-126.
- 1984b. International wader migration studies along the East Atlantic Flyway spring 1985. Final announcement of a Wader Study Group project. *Wader Study Group Bull.* 42: 5-9.
- 1988. Body size, nutrient reserves and diet of Red-necked and Slavonian Grebes *Podiceps grisegena* and *P. auritus* on Lake IJsselmeer, The Netherlands. *Bird Study* 35: 13-24.
- PIERSMA T., DAVIDSON N. C. & EVANS P. R. 1984. Estimation of the protein reserves of waders: the use and misuse of Standard Muscle Volume. *Wader Study Group Bull.* 42: 19-22.

- PIERSMA T. & JUKEMA J. 1990. Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of Bar-tailed Godwits at successive spring staging sites. *Ardea* 78: 315-337.
- PIERSMA T. & DAVIDSON N. C. 1991. Confusions of size and mass. *Auk* 108: 441-443.
- PIERSMA T., OTT C., SCHEELE A. & JUKEMA J. 1991. Een terugblik in de potten van Londen en Parijs: seizoensveranderingen in de vetgraad van Goudplevier. *Limosa* 64: 173-175.
- VAN RHIJN J. G. 1991. The Ruff. Individuality in a gregarious wading bird. Poyser, London.
- ROGERS A. R. & MUKHERJEE A. 1992. Quantitative genetics of sexual dimorphism in human body size. *Evolution* 46: 226-234.
- SUMMERS R. W. 1989. The use of linear measurements when comparing masses. *Bird Study* 36: 77-79.
- THOMPSON J. 1990. The sex and age-related distribution of Bar-tailed Godwits in Moreton Bay, Queensland, during the northward migration. *Emu* 90: 169-174.
- WOOD A. G. 1988. Discriminant and graphical analysis of Norwegian Knot biometrics: the sex and race problem revisited. *Wader Study Group Bull.* 52: 9-11.
- ZWARTS L. 1988. Numbers and distribution of coastal waders in Guinea-Bissau. *Ardea* 76: 42-55.
- ZWARTS L. & WANINK J. 1984. How Oystercatchers and Curlews successively deplete clams. In P. R. EVANS, J. D. GOSS-CUSTARD & W. G. HALE (eds), *Coastal waders and wildfowl in winter*, p. 69-83. Cambridge University Press, Cambridge.
- ZWARTS L., BLOMERT A-M., ENS B. J., HUPKES R. & VAN SPANJE T. M. 1990. Why do waders reach high feeding densities on the intertidal flats of the Banc d'Arguin, Mauritania? *Ardea* 78: 39-52.

*J. Jukema, Haerdawei 44, 8854 AC
Oosterbierum*

*T. Piersma, Nederlands Instituut voor Onderzoek
der Zee (NIOZ), Postbus 59, 1790 AB Den Burg,
Texel, en Zoölogisch Laboratorium,
Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750
AA Haren*

Aanvaard voor opname 27 juni 1992



Bijlage 1. Het voorkomen en de mate van seksuele dimorfie in lineaire afmetingen in de plevier- en strandloper-families Charadriidae en Scolopacidae volgens de metingen van C. S. Roselaar gepresenteerd in Cramp & Simmons (1983). Seksuele dimorfie is uitgedrukt als het procentuele verschil in de gemiddelde afmetingen van mannetjes ten opzichte van vrouwtjes, op grond van metingen aan museum-materiaal van adulte vogels. Bij soorten waar een keuze mogelijk was, kozen we voor de geografische populatie die het dichtst bij Nederland voorkomt, of diegene met de grootste aantallen gemeten vogels. Sterretjes geven de gevallen aan waarbij de verschillen volgens Cramp & Simmons (1983) statistisch significant zijn. *Appendix 1. The occurrence and extent of sexual dimorphism (expressed as the percentage difference in linear dimensions of males compared to females) in the wader families Charadriidae and Scolopacidae, based on the information accumulated by C. S. Roselaar in Cramp & Simmons (1983). The values are based on measurements of museum skins of adult birds, choosing the geographical category nearest to The Netherlands, or the one with biggest sample size. The asterisks indicate which measurements show statistically significant differences between the sexes according to Cramp & Simmons (1983).*

	Vleugel Wing	Staart Tail	Snavel Bill	Tarsus	Teen Toe
Plevieren (Charadriidae):					
Kleine Plevier <i>Charadrius dubius</i>	0.9	3.2	-1.6	1.2	1.1
Bontbekplevier <i>Charadrius hiaticula</i>	-2.2	-2.2	-2.8	-1.2	-1.5
Am. Bontbekplevier <i>Charadrius semipalmatus</i>	-2.4 *	-2.5	4.9	1.7 *	3.5
Killdeerplevier <i>Charadrius vociferus</i>	0.0	-2.9	-0.5	-0.6	-1.9
Herdersplevier <i>Charadrius pecuarius</i>	0.0	2.1	0.0	1.7	2.1
Strandplevier <i>Charadrius alexandrinus</i>	-0.9	-1.1	1.3	1.8	1.6
Mongoolse Plevier <i>Charadrius mongolus</i>	-0.8		0.0	0.3	
Woestijnplevier <i>Charadrius leschenaultii</i>	0.7		0.0	1.1	
Kaspische Plevier <i>Charadrius asiaticus</i>	0.0	4.2	-1.5	-0.7	1.9
Morinelplevier <i>Charadrius morinellus</i>	-2.6 *	-2.1	-5.4 *	-3.0 *	-0.9
Amerikaanse Goudplevier <i>Pluvialis dominica</i>	0.0	1.7	-0.4	0.5	0.0
Kleine Goudplevier <i>Pluvialis fulva</i>	-0.6	1.0	0.0	-0.9	-1.0
Goudplevier <i>Pluvialis apricaria</i>	-0.8	-0.4	0.0	1.5	
Zilverplevier <i>Pluvialis squatarola</i>	-1.0	3.1	-0.3	-0.4	-0.9
Sporenkievit <i>Hoplopterus spinosus</i>	3.5 *	1.2	2.1	2.3	5.2 *
Steppenkievit <i>Chettusia gregaria</i>	1.0	2.8	2.4	1.0	2.2
Witstaartkievit <i>Chettusia leucura</i>	1.1	2.6	1.0	3.5 *	0.9
Kievit <i>Vanellus vanellus</i>	2.2 *	5.0 *	0.8	0.9	-0.6
Strandlopers (Scolopacidae):					
Grote Kanoet <i>Calidris tenuirostris</i>	-3.6 *	-2.3	-3.9 *	-1.4	-2.1 *
Kanoetstrandloper <i>Calidris canutus islandica</i>	-2.3 *	0.6	-5.2 *	-2.9 *	-2.4
Drieteenstrandloper <i>Calidris alba</i>	-3.9 *	-2.0 *	-5.1 *	-3.6 *	-1.6
Kleine Grijsze Strandloper <i>Calidris pusilla</i>	-4.2 *	-3.2	-7.9 *	-3.6 *	-2.1 *
Alaskastrandloper <i>Calidris mauri</i>	-3.9 *	-0.9	-13.5 *	-14.2 *	-6.7 *
Roodkeelstrandloper <i>Calidris ruficollis</i>	-2.5 *	-2.5	-6.4 *	-1.0	-1.1
Kleine Strandloper <i>Calidris minuta</i>	-3.1 *	-3.2 *	-2.2 *	-2.3	-2.1
Temmincks Strandloper <i>Calidris temminckii</i>	-1.1	-1.9	-1.7	-1.7 *	0.6
Taigastrandloper <i>Calidris subminuta</i>	-2.0	-2.9	-5.3 *	-0.9	-0.4
Am.Kleine Strandloper <i>Calidris minutilla</i>	-2.0	1.3	-6.7 *	-2.6 *	-4.6 *
Bonaparte's Strandloper <i>Calidris fuscicollis</i>	-2.4 *	-2.4	-4.9 *	-2.8 *	-1.8
Baird's Strandloper <i>Calidris bairdii</i>	-3.1 *	-3.4 *	-6.3 *	-2.2	-3.4
Am.Gestreepte Strandloper <i>Calidris melanotos</i>	9.9 *	12.8 *	6.9 *	7.8 *	6.9 *
Sib.Gestreepte Strandloper <i>Calidris acuminata</i>	7.7 *	9.0 *	6.5 *	6.2 *	5.4 *
Krombekstrandloper <i>Calidris ferruginea</i>	-0.8	-0.9	-9.7 *	-5.5 *	-3.4 *
Paarse Strandloper <i>Calidris maritima</i>	-3.8 *	-3.1	-14.1 *	-3.5 *	-4.5 *

	Vleugel Wing	Staart Tail	Snavel Bill	Tarsus	Teen Toe
Bonte Strandloper <i>Calidris alpina</i>	-1.7 *	-0.2	-5.5 *	-4.7 *	-0.9
Breedbekstrandloper <i>Limicola falcinellus</i>	-4.5 *	-4.3	-9.3 *	-5.3 *	-1.0 *
Steltstrandloper <i>Micropalama himantopus</i>	-1.5 *	-1.4	-4.4 *	-3.1	0.0
Blonde Ruiter <i>Tryngites ruficollis</i>	5.4 *	8.1 *	8.6 *	7.7 *	8.5 *
Kemphaan <i>Philomachus pugnax</i>	21.5 *	21.4 *	13.3 *	17.0 *	13.5 *
Bokje <i>Lymnocyrtus minimus</i>	3.6 *	6.1 *	0.5	-0.8	1.1
Watersnip <i>Gallinago gallinago</i>	0.0	0.0	-2.8	-1.2	-1.4
Poelsnip <i>Gallinago media</i>	-1.4	2.8	-5.4 *	-4.3 *	-3.3 *
Stekelstaartsnip <i>Gallinago stenura</i>	0.0	0.6	-5.7 *	-3.3 *	-3.3 *
Kleine Grijze Snip <i>Limnodromus griseus</i>	-1.4 *	-1.9	-7.5 *	-3.4 *	-0.7
Grote Grijze Snip <i>Limnodromus scolopaceus</i>	-2.0 *	-1.8 *	-14.5 *	-6.2 *	-3.5
Houtsnip <i>Scolopax rusticola</i>	1.0	1.2	-1.9	-2.5	-2.5
Grutto <i>Limosa limosa</i>	-5.0 *	-1.8 *	-13.9 *	-10.2 *	-7.2 *
Rosse Grutto <i>Limosa lapponica</i>	-5.8 *	-5.1 *	-17.7 *	-5.8 *	
Kleine Regenwulp <i>Numenius minutus</i>	-2.7 *	-1.5	-8.2 *	-3.6 *	-1.3
Regenwulp <i>Numenius phaeopus</i>	-3.6 *	-1.0	-9.6 *	-4.3 *	-0.5
Dunbekwulp <i>Numenius tenuirostris</i>	-4.2 *	-8.2 *	-18.9 *	-4.1 *	-3.4
Wulp <i>Numenius arquata</i>	-5.8 *	-3.5 *	-13.9 *	-5.4 *	-5.4 *
Bartrams Ruiter <i>Bartramia longicauda</i>	-2.4	-1.5	0.3	0.8	-1.3
Zwarte Ruiter <i>Tringa erythropus</i>	-1.8	-3.7 *	-4.0 *	-3.5 *	-2.4
Tureluur <i>Tringa totanus</i>	-1.2 *	0.6	-2.3	-0.6	-2.5
Poelruiter <i>Tringa stagnatilis</i>	-2.1 *	0.9	-2.2	-0.6	-1.0
Groenpootruiter <i>Tringa nebularia</i>	-1.0	-2.2	-3.3 *	-1.0	-2.2 *
Grote Geelpootruiter <i>Tringa melanoleuca</i>	-1.5	0.0	-1.6	0.2	0.3
Kleine Geelpootruiter <i>Tringa flavipes</i>	-2.5 *	-0.2	-1.4	-2.1	-0.3
Amerikaanse Bosruiter <i>Tringa solitaria</i>	-3.7 *	-3.5 *	-1.4	-1.0	-1.4
Witgatje <i>Tringa ochropus</i>	-1.4 *	-0.9	-0.3	-0.3	3.0
Bosruiter <i>Tringa glareola</i>	-2.3 *	-3.8 *	-3.4 *	-3.4 *	-6.7 *
Terek Ruiter <i>Xenus cinereus</i>	-3.6 *	-4.5 *	-8.1 *	-4.1 *	-3.7 *
Oeverloper <i>Actitis hypoleucos</i>	0.0	-1.9	0.4	-0.8	0.0
Amerikaanse Oeverloper <i>Actitis macularia</i>	-3.7 *	-5.3 *	-3.7 *	-2.5 *	-1.8
Steenloper <i>Arenaria interpres</i>	-1.3 *	-1.8	-1.8	-0.4	-0.4
Grote Franjepoot <i>Phalaropus tricolor</i>	-8.1 *	-6.5 *	-8.6 *	-7.2 *	-0.4
Grauwe Franjepoot <i>Phalaropus lobatus</i>	-5.3 *	-5.0 *	-1.4	0.5	-3.5
Rosse Franjepoot <i>Phalaropus fulicarius</i>	-5.8 *	-7.8 *	-5.3 *	-1.4	1.8