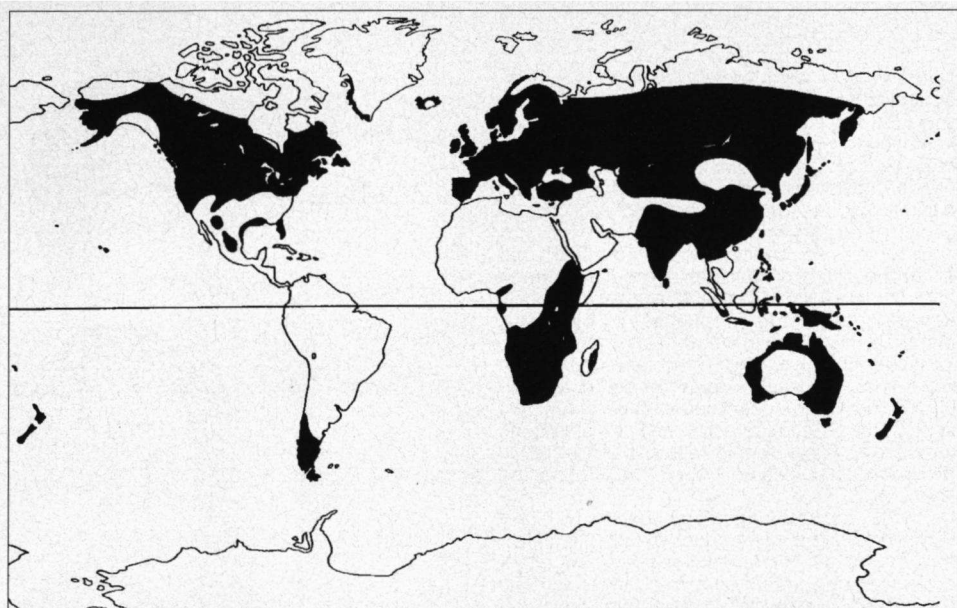




Figuur 1. Geografische verspreiding van Wilde Eenden, subgenus *Anas* en de Zuid-Amerikaanse Bronsvleugeleend, subgenus *Specularis*. Geographical distribution of Mallards, subgenus *Anas* and the South-American Bronze-winged Duck, subgenus *Specularis*. D.M.C. Poppe, del.

De verspreidingsgeschiedenis van zwanen, ganzen en eenden

DEEL 2: WILDE EENDEN: HOE SOORTEN GEOGRAFISCH MET ELKAAR VERBONDEN ZIJN, OF: HOE SOORTEN ZICH WERELDWIJD ONTPLOOIEN.

K.H. Voous, Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam

Inhoud

- | | | | |
|----|----------------------------------|-----|-----------------------------|
| 1. | Inleiding | 8. | Andere Afrikaanse verwanten |
| 2. | Noordelijke Wilde Eend | 9. | Conclusie |
| 3. | Satellieten in Amerika | 10. | Samenvatting |
| 4. | Aziatische verwanten | 11. | Summary |
| 5. | Australische verwanten | 12. | Dankbetuiging |
| 6. | In het hart van de Stille Oceaan | 13. | Literatuur |
| 7. | Een Wilde Eend op Madagascar | | |

Voorwoord

Zoals u ziet is de redactie gestart met de voorbereidingen van enkele vernieuwingen aan het Vogeljaar. Allereerst een nummer in kleur dat mede dankzij de financiële steun van prof. dr. K.H. Voous is verwezenlijkt.

Wij onderzoeken de mogelijkheden om in de toekomst het Vogeljaar in kleur uit te brengen. Om te onderzoeken hoe dat bij u als lezers valt en de daarbij behorende prijsverhoging van het abonnement, houdt de redactie in samenwerking met een professioneel bureau een lezersonderzoek. Daarbij wordt dan tevens bekeken welke rubrieken in de smaak vallen bij de lezers en welke niet, welke wij moeten continueren en welke wij in het vijftigste jaar kunnen beëindigen, enzovoort. Wij hopen van u zoveel mogelijk respons te ontvangen.

Door het overlijden van Jaap Taapken is het sindsdien niet meer mogelijk zijn uitgebreide archief van foto's, boeken, tijdschriften en rapporten te raadplegen of te gebruiken. Het ziet er naar uit dat dit nog wel geruime tijd kan duren. Wij vragen uw begrip voor deze situatie van de redactie.

Gelukkig heeft uw eindredacteur een goed fotoarchief en ook de medewerking van de leden is bijzonder goed. De redactie doet er alles aan u steeds een zo goed mogelijk nummer van waar-schijnlijk het meest 'Complete Vogelblad van Nederland' te geven.

De Redactie.

1. Inleiding

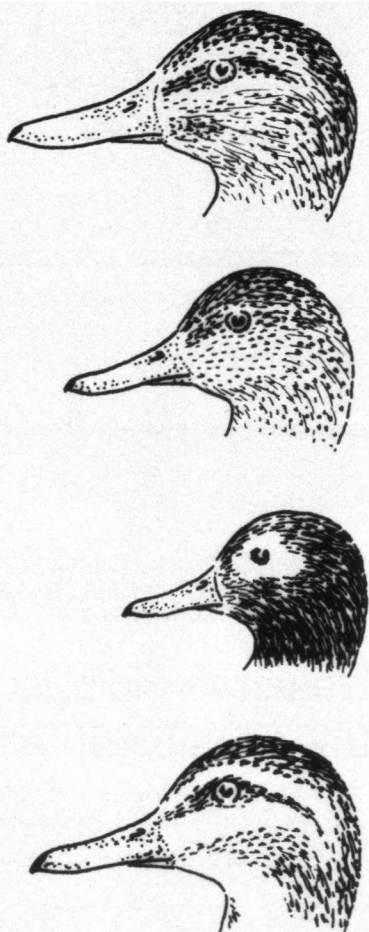
De groep van Wilde Eenden bestaat uit 10-14 soorten, die behalve in Zuid-Amerika in de gehele wereld worden aangetroffen (fig. 1). Zij zijn de bekendste vertegenwoordigers van de 'zwemeenden' ('dabbling ducks, paddling ducks', 'pond ducks'), genus *Anas*. Kenmerkend voor zwemeenden is hun grotendeels zwemmende wijze van voedsel zoeken. Daarbij slobberen zij aan het wateroppervlak en filteren zij met de dunne hoornlamellen aan de bovensnavel en de stekels aan de vlezig tong fijn plantaardig en dierlijk materiaal als voedsel. Anderzijds proberen zij 'grondelend' ('up-ending'), met staart omhoog en kop en hals verticaal onder water gehouden, nabij of op de waterbodem voedsel te vergaren. Alle soorten die gegroepeerd zijn rond de Wilde Eend vertonen een gelijkvormig balts en paringsgedrag (Phillips 1923, Delacour & Mayr 1945, Johnsgard 1965, 1978).

De syrinx, het stemorgaan, gelegen op de tussensprong van luchtpijp (trachea) en luchtpijptakken (bronchiën) is bij de mannetjes (woerden) uitgebreid met een kraakbenen resonneertrommel (Beer 1968, Livezey 1991), waarmee tijdens geforceerde baltschouwen piepende geluiden kunnen worden voortgebracht, zoals bij de kophaal ('grunt-whistle') van de Noordelijke Wilde Eend. Dit vreemde gepiep kan bij de groepsbalts reeds van ver worden gehoord en is kenmerkend voor de Wilde Eend en zijn verwanten. Wilde Eend woerden kunnen verder slechts een droog 'raeb' laten horen, terwijl alleen de vrouwtjes 'als eenden' kwaken.

Wilde Eend woerden, in hun prachtkleden met groenglanzende kop en wijnkleurige borst, kunnen als de fraaiste vertegenwoordigers van de zwemeenden worden gewaardeerd. De Wilde Eend is in dit opzicht de grote uitschieter in zijn groep. Het eclipskleed, verkregen na de balts- en voortplantingsperiode door een rui van alle veren, brengt gedurende enkele maanden het eenvoudige gevlekte en gestreepte verenkleed bij de woerden terug.

Wilde Eenden en hun verwanten hebben op elkaar gelijkende, eenvoudig gevlekte, olijfgeloe of olijfbuine donsjongen, met uitzondering van die van de ook in andere opzichten afwijkende Laysan Eend uit de Hawaii Eilanden, die effengekleurde donsjongen heeft.

Van de groep van Wilde Eenden (subgenus *Anas*, Livezey 1991) worden hier uit zoögeografisch oog-



Figuur 2. Koptekening (van boven naar beneden) van Noordelijke Wilde Eend, *Anas platyrhynchos*, Hawaii Eend, *Anas wyvilliana*, Laysan Eend, *Anas laysanensis*, Wenkbrauweend, *Anas superciliosa*. Head pattern (from top to bottom) of Northern Mallard, *Anas platyrhynchos*, Hawaii Duck, *Anas wyvilliana*, Laysan Duck, *Anas laysanensis*, Pacific Black Duck, *Anas superciliosa*. D.M.C. Poppe, del.

punt de volgende soorten onderscheiden. Er zijn ook andere indelingen mogelijk. Deze worden in de hierna volgende tekst besproken.

1. *Anas platyrhynchos* Linnaeus 1758 - Noordelijke Wilde Eend
2. *A. diazi* Ridgway 1886 - Mexicaanse Eend
3. *A. fulvigula* Ridgway 1874 - Floridaeend
4. *A. rubripes* Brewster 1902 - Zwarte Eend (Amerikaanse)
5. *A. wyvilliana* P.L. Sclater 1878 - Hawaii Eend
6. *A. laysanensis* Rothschild 1892 - Laysaneend
7. *A. zonorhyncha* Swinhoe 1866 - Chinese Vlekbekeend
8. *A. poecilorhyncha* J.R. Forster 1781 - Indiase Vlekbekeend
9. *A. luzonica* Fraser 1839 - Filipijnse Eend
10. *A. superciliosa* Gmelin 1789 - Zwarte Eend (Pacifische) of Wenkbrauweend
11. *A. oustaleti* Salvadori 1894 - Marianeend
12. *A. melleri* P.L. Sclater 1865 - Mellers Eend
13. *A. undulata* A.J.C. Dubois 1839 - Geelsnaveleend
14. *A. sparsa* Eyton 1838 - Zwarte Eend (Afrikaanse)

Eurazië, Noord-Amerika
 Noord-Amerika
 Noord-Amerika
 Noord-Amerika
 Hawaii Eilanden
 Hawaii Eilanden
 Oost-Azië
 Zuid-Azië
 Filippijnen
 Australië
 Micronesië
 Madagascar
 Afrika
 Afrika

De verdeling over de zoögeografische gebieden is als volgt:

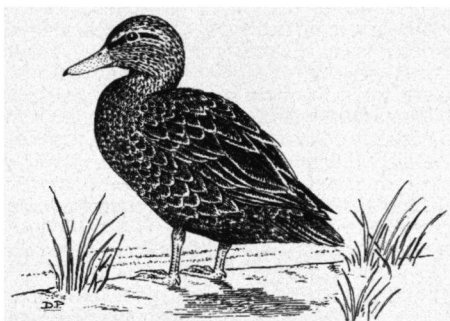
Holarctisch gebied	1 soort (1)
Nearctisch gebied	4 soorten (1,2,3,4)
Palaearctisch gebied	2 soorten (1,7)
Indo-Maleis gebied	3 soorten (7,8,9)
Australisch gebied	1 soort (9)
Tropische Pacifische eilanden	5 soorten (5,6,9,10,11)
Afrotropisch gebied	2 soorten (13,14)
Madagascar	1 soort (12)

2. Noordelijke Wilde Eend

De Noordelijke Wilde Eend *Anas platyrhynchos* (woord, omslag; vrouwtje fig. 2) is, als de stamvader van de meeste van de talrijke tamme eendenrassen en siereenden (Delacour 1964, Kear 1990), bij ieder bekend en daardoor het meest voor de hand liggende voorbeeld van de groep van zwemeenden. Even belangrijk als uitgangspunt is het feit, dat de Wilde Eend een zeer grote verspreiding heeft in de gematigde en niet al te koude en te warme gebieden van Eurazië, van zuidelijk Groenland en IJsland in het westen, door geheel Europa en Azië tot Kamtchatka en Japan (Hokkaido, Austin & Kuroda 1953) in het oosten. In Noord-Amerika broedt hij in de westelijke helft, van Alaska tot het gebied van de grote meren, zuidelijk tot Californië en Arizona en het noorden van Texas en voorts sedert het midden van de 20ste eeuw tot de Atlantische kust van Quebec en sedert omstreeks 1950 in de oostelijke kuststaten tot Noord-Carolina. In de 19e eeuw was hij in het westen van New England nog alleen als dwaalgast bekend (Samuels 1883).

In de door winterijs bedekte noordelijke gebieden is de Wilde Eend een trekvogel. In Amerika overwintert hij regelmatig zuidelijk tot Midden-Mexico en bij uitzondering verder in Midden-Amerika tot Panama. Voorts op Cuba, Puerto Rico en als dwaalgast elders in het Caraïbisch gebied tot Trinidad (Palmer, 1976, AOU Check-list 1998). In Europa en Azië trekt hij tot in alle landen rond de Middellandse Zee en het Midden-Oosten, Noord-India (Scott & Rose 1996), Zuid-China, Thailand (Cuerel & Thongsatja 1993) en Borneo (Smythies & Cranbrook 1981). In Afrika komt hij in de winter langs de Nijl tot Ethiopië (Brown et al 1982), terwijl dwaalgasten bekend zijn tot in Senegal, Nigeria en Kenia (Scott & Rose 1996). Op de eilanden in de tropische Grote Oceaan is de Wilde Eend als dwaalgast vastgesteld tot op de Gilbert Eilanden (republiek Kiribali, red.) (AOU Check-list 1998).

De Wilde Eend is op veel plaatsen in de wereld ingevoerd en heeft zich vooral stevig gevestigd in parken en op vijvers in en rondom steden, zoals in de oostelijke USA (AOU Check-list 1998), Zuid-oost en West-Australië (vanaf 1867 uit Engeland en Noord-Amerika, Balham 1952, Frith 1967, Serventy & Whittell 1967, Blakers et al 1984), Nieuw-Zeeland (vanaf 1867 en later 1893 en 1904 uit Engeland, Falla et al 1966), Hawaï Eilanden, Zuid-Afrika en Zimbabwe (Milstein & Osterhoff 1975). In zijn reusachtige verspreidingsgebied vertoont de Wilde Eend geen noemenswaardige geografische variatie in verenkleed en lichaamsgrootte. Alleen de Groenlandse woorden (*A.p. conboschas* C.L. Brehm), die grotendeels in zeewater voed-



Figuur 3. Amerikaanse Zwarte Eend, *Anas rubripes*, American Black Duck, *Anas rubripes*. D.M.C. Poppe, del.

sel zoeken, zijn wat groter, bezitten een wat vlek-keriger verenkleed en een wat ander kopprofiel als gevolg van tegen het voorhoofd gelegen, ten behoeve van de zoutafscheiding vergrote, supraorbitale neusklieren (Schöler 1925) en hebben een voor het duiken breder bekken (R. Meinertzhagen, in Harrison 1944).

De oecologische verscheidenheid van het door de Wilde Eend bewoonde gebied is zeer groot. De Wilde Eend floreert in door de mens gevormde open stedelijke gebieden en cultuurlandschappen, niettegenstaande hij daar aan zeer hoge jachtdruk onderhevig is (Anderson & Burnham 1976, Cooch & Boyd 1984).

De Wilde Eend heeft een ingewikkeld en soms agressief voortplantingsgedrag, waarin de langdurige sociale balts (groepsbalts) een belangrijke rol speelt. De volgende onderdelen van het balts-gedrag van woorden worden onderscheiden: de Kophaal ('grunt-whistle'), het Kort-hoog-woorden ('head-up-tail-up'), de Neer-op ('down-up'). Van woorden en vrouwtjes is voorts Nek-zwemmen ('nod-swimming') bekend en voor vrouwtjes karakteristiek is het Ophitsen ('inciting') (Lorenz 1941, Johnsgard 1965, Bauer & Glutz 1968, Cramp 1977; Nederlandse termen zijn van Bossema & Roemers 1985).

Bastaarderding met andere soorten eenden komt zowel in het wild als in gevangenschap veelvuldig voor. Bastaarden zijn bekend met alle vertegenwoordigers van het subgenus *Anas* en voorts met ten minste 36 soorten andere Anatidae, van Pijlstaart *Anas acuta*, Wintertaling *Anas crecca* en Slobend *Anas clypeata* tot de meest wonderlijke combinaties met soorten als Krooneend *Netta rufina*, Kuifeend *Aythya fuligula* en Eider-eend *Somateria mollissima* (Gray 1958, Gillham & Gillham 1996).

3. Satellieten in Amerika

Aan de randen van het koude oosten van Noord-Amerika ontmoet de Wilde Eend de Amerikaanse Zwarte Eend *Anas rubripes* (fig. 3). Deze bezit in beide geslachten een zwaar gepigmenteerd verenkleed van vrouwelijke allure, veel gelijkend op een uitzonderlijk donker gekleurde Wilde Eend vrouwtje. Er zijn wat meer verschillen, waaronder blinkend witte veren onder de vleugel en het ontbreken van witte randen aan de meer groen dan blauw glanzende vleugelspiegel (Phillips 1912). De Zwarte Eend heeft een andere oecologische

voorkeur dan de Noordelijke Wilde Eend. Hij is in de broedtijd meer gebonden aan bosgebieden en bewoont in de winter de koude kustmoerassen en zeekusten van Ontario en Newfoundland zuidwaarts tot de warmere kusten van Florida en de Golfstaten (Palmer 1976). Als dwaalgast is hij vastgesteld in Noord-West Canada (waar ook ingevoerd onder meer op Vancouver Island) en als trekdoorschieter in het voorjaar in Alaska (Roberson 1980), de Azoren, Zweden en vooral op de Britse eilanden (Lewington et al 1991). Op de Scilly Eilanden heeft hij zelfs met Noordelijke Wilde Eenden gebroed (Ogilvie et al 1998).

Typologisch zijn Wilde en Zwarte Eend twee duidelijk herkenbare soorten, biometrisch zijn zij vrijwel gelijk (Hanson & Ankney 1994). Samen bezitten zij een ononderbroken holarctische verspreiding rond de gehele wereld.

Aanvankelijk moeten de arealen van de Wilde Eend en de Zwarte Eend ruimschoots van elkaar gescheiden zijn geweest. Door het kappen van de gesloten bossen in het midden van Noord-Amerika, die het gebied van de Zwarte Eend tegen dat van de Wilde Eend afschermden en de uitbreiding van de open landschappen geschikt voor landbouw en veeteelt in de koloniale periode en de moderne tijd kon het woongebied van de Wilde Eend zich hand over hand naar het oosten uitbreiden. Daarbij overschreed de Wilde Eend de grens met de Zwarte Eend, ging hem in de nieuwe cultuurgebieden vervangen. In een zone van enkele honderden kilometers breed bastaarderden deze eenden thans op zo grote schaal met elkaar (Johnsgard 1961), dat zuivere Zwarte Eenden alleen nog in Quebec, Labrador, Newfoundland en Long Island zijn te vinden. Ook in gevangenschap levert de kruising Zwarte Eend en Wilde Eend levensvatbare jongen (Yamashina 1952). De Zwarte Eend lijkt zijn identiteit bijna te hebben verloren. Over de oorzaken, het verloop en de te verwachten ontwikkeling van deze soortvermenging is een uitgebreide literatuur ontstaan, die voor het doel van deze publicatie als volgt kan worden samengevat.

Zwarte Eenden en Wilde Eenden vertonen, gemeten aan de elektroforetische eigenschappen van hun eiwitten (Sibley 1960) en hun DNA structuur (Sibley & Ahlquist 1990), geen basale genetische verschillen (Hepp et al. 1988). In laboratoriumexperimenten zijn pas uitgekomen kuikens van de Wilde Eend in negatieve zin gevoeliger voor een toenemend zoutgehalte van het water dan Zwarte Eend kuikens van dezelfde leeftijd (Barnes & Nudds 1991). In talrijke artikelen over variaties op het thema 'Increasing Mallards, decreasing Black Ducks' (sedert 1987) komen alle morfologische, fysiologische, ethologische en oecologische overeenkomsten en verschillen tussen Zwarte Eenden en Wilde Eenden aan de orde. Daarin komen de ideeën van vooral C. Davison Ankney (Universiteit van Western Ontario, London, Ontario, Canada) en Darrel G. Dennis (Canadian Wildlife Service, London, Ontario, Canada) en hun medewerkers over de gevolgen van de vrijwel onbeperkte introgressieve bastaardering en over de door dominantie van de Wilde Eend woorden overheersende concurrentiepositie van de Wilde Eend tijdens groepsbalts in gemengde wintergezelschappen sterk naar voren (Johnsgard

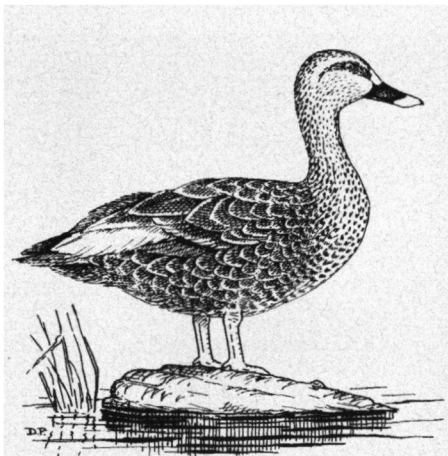
1978, Brodsky, Ankney & Dennis 1988). Een oecologisch isolatiemechanisme is nauwelijks aanwezig (Hepp et al. 1988). Toenemende genetische 'ondergang' ('submerging') van de Zwarte Eend veroorzaakt door de Wilde Eend lijkt in de lijn van de verwachtingen te liggen. Zelfs de erkenning van de Zwarte Eend als ondersoort van de Wilde Eend zal op den duur wel eens herzien moeten worden. De Zwarte Eend is bezig in de Wilde Eend op te gaan (Ankney, Dennis, Wishard & Seeb 1986). Zie voorts, Ankney, Dennis & Bailey 1987, 1989, Ankney & Dennis 1988, Conroy et al 1989, Avise, Ankney & Nelson 1990, Merendino, Ankney & Dennis 1993, Hanson & Ankney 1994, Merendino & Ankney 1994.

Biologisch zijn Wilde Eend en Zwarte Eend één, maar voornamelijk uit het oogpunt van traditie noemen de recente standaardwerken de Zwarte Eend nog steeds onbekommerd *Anas rubripes*. Niet alleen uit een oogpunt van faunistische duidelijkheid is daar niets op tegen (Palmer 1976, Johnsgard 1978, Johnsgard, in Mayr & Cottrell (ed.), Check-list of birds of the world, 1 (sec. ed.) 1979, Sibley & Monroe 1990, suppl. 1993, AOU Check-list 1998), maar ook uit de overtuiging dat het weinig zin heeft over de soortspecificiteit te strijden (Ankney & Dennis 1988).

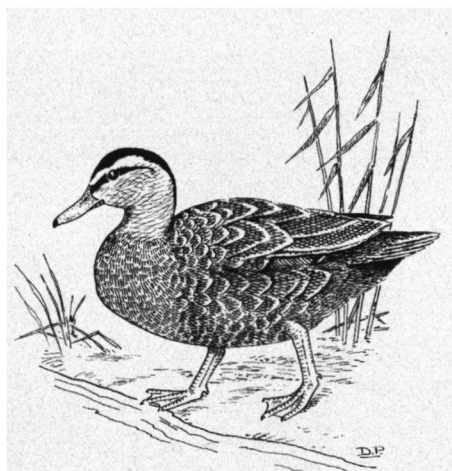
Rest de vraag, wanneer en hoe de Zwarte en de Wilde Eend geografisch van elkaar gescheiden zijn geraakt en eigen ontwikkelingen zijn gegaan. De Zwarte en de Wilde Eend zijn duidelijk van dezelfde stam. De Zwarte Eend lijkt de oudste vertegenwoordiger daarvan in Noord-Amerika te zijn. De Wilde Eend is op grond van zijn areaal waarschijnlijk een postglaciale, progressieve nieuwkomer uit Azië.

Aan de zuidgrens van het Noord-Amerikaanse areaal van de Wilde Eend doemen twee andere taxonomische en geografische problemen op. Daar ontmoet de Noordelijke Wilde Eend (1) in het zuiden van Arizona en New Mexico en in west-centraal Texas de Mexicaanse Eend *Anas diazi* (2) en in Florida en de subtropische kustmoerassen van de Golf van Mexico, van Louisiana tot ver in Mexico, de Floridaeend *Anas fulvigula*. Beide soorten zijn in beide geslachten van het type van de vrouwelijke Wilde Eend en daarvan, met name in het veld, veel moeilijker te onderscheiden dan de Amerikaanse Zwarte Eend. Het sociale baltsgedrag van de Mexicaanse en de Floridaeend wordt beschreven als gelijk aan dat van de Wilde Eend (Johnsgard 1978). De Mexicaanse Eend heeft evenals de Zwarte Eend de neiging in de grensgebieden met de Wilde Eend onbeperkt te bastaarderden. Ook in gevangenschap zijn de kruisingen fertil (Yamashina 1952). Als gevolg van de vervanging van natuurlijke biotopen door cultuurlandschappen zijn de Mexicaanse en de Wilde Eend niet langer geografisch en oecologisch van elkaar gescheiden. Het gevolg is dat de Mexicaanse Eend genetisch door de Wilde Eend dreigt te worden opgeslokt. Anders dan bij de Zwarte Eend geven de meeste recente auteurs er de voorkeur aan de Mexicaanse Eend als ondersoort van de Wilde Eend te behandelen (Palmer 1976, Johnsgard 1979, Sibley & Monroe 1990, 1993, AOU Check-list 1998).

Zo groot is de mate van vermenging, dat alle huidige exemplaren van '*diazi*' in de Verenigde Sta-



Figuur 4. Indische Vlekbekeend, *Anas poecilorhyncha*, Indian Spotbill, *Anas poecilorhyncha*. D.M.C. Poppe, del.



Figuur 5. Philippijnse Eend, *Anas luzonica*, Philippine Duck, *Anas luzonica*. D.M.C. Poppe, del.

ten als introgressieve bastaarden met de Wilde Eend worden aangemerkt (Hubbard 1977). Volgens sommige auteurs is de tijd verstreken, dat de actie 'Saving the Mexican Duck' zin had, want de Mexicaanse Eend is reeds hard op weg op natuurlijke wijze te verdwijnen (Short 1978). Hij is daarop reeds veel verder voortgeschreden dan de Zwarte Eend. De Mexicaanse Eend stond reeds in 1966 in het 'Red Data Book' van IUCN/ICBP als 'very rare and endangered' vermeld (Vincent 1966).

Eigenlijk zou dit verhaal ook van toepassing kunnen zijn op de Floridaeend, maar de gebieden van Wilde en Zwarte Eend enerzijds en Wilde en Floridaeend anderzijds raken elkaar nog niet even intensief, zodat de bastaarderding ('interbreeding') met de Floridaeend beperkt is en de opslukking ('swamping') van de Floridaeend nog niet imminent is.

De vraag welke factoren ertoe hebben geleid, dat de Mexicaanse en Floridaeend het fraaie prachtkleed van de Wilde Eend woord niet bezitten of nooit hebben gehad, is moeilijk te onderzoeken, maar is mogelijk wel theoretisch te achterhalen. Waarschijnlijk zijn de Mexicaanse Eend en de Floridaeend oudere Noord-Amerikaanse ingezetenen dan de thans van huis uit Noord-Westelijke Wilde Eend in zijn huidige vorm. Zij zouden dus een ouder, meer neutraal kleed dan de Noordelijke Wilde Eend bezitten.

4. Aziatische varianten

In Oost-Azië, van Transbaikalië en Mongolië tot China, Korea en Japan, en vervolgens in het noorden van Vietnam, Birma (Myanmar), Bangladesh en India, vervangt de Vlekbekeend *Anas poecilorhyncha* de Noordelijke Wilde Eend in overeenkomstige gebieden (Vaurie 1965, Ali & Ripley 1968, 1982). De geografische vormen van deze eend *Anas poecilorhyncha zonorhyncha* Swinhoe (Chinese Vlekbekeend), *A.p. haringtoni* (Oates) (Birmaanse Vlekbekeend), *A.p. poecilorhyncha* J.R. Forster (Indiase Vlekbekeend, fig. 4) verschillen onderling weinig van elkaar en tonen in beide geslachten vogels van het type van een donker gekleurd vrouwtje van de Noordelijke Wilde Eend

met meer wit op de onderzijde en boven op de vleugel (Indiase vorm) en een opvallend bonte snaveltekening met een gele vlek aan de snavelpunt, die scherp afsteekt tegen de donkere kleur van de rest van de snavel. Niettemin worden zij hier, voor analytische doeleinden, als structureel onderscheidbare soorten aangemerkt (Madge & Burn 1988). Hoewel in Oost-Azië een groot gebied van overlap van Wilde en Chinese Vlekbekeend bestaat, is van een vermenging van soorten, zoals die tussen verwanten van de Noordelijke Wilde Eend in Noord-Amerika plaatsvindt, geen sprake. Alleen de Chinese Vlekbeekenden zijn trekvogels, die regelmatig op de Filipijnen verschijnen en als dwaalgasten zijn vastgesteld in West-Siberië en op de Aleoeten (Madge & Burn 1988). Verondersteld wordt dat door een overmaat van het baltselment nek-zwemmen ('nod-swimming') van de Vlekbekeend, de Vlekbekeend en de Wilde Eend net goed genoeg in hun voortplantingsgedrag van elkaar geïsoleerd zijn om vermenging te voorkomen (Johnsgard 1965, 1978). Alleen Johnsgard (1965) vermeldt terloops bastaarden uit de natuur, terwijl daarentegen uit gevangenschap veel bastaarden met de Wilde Eend bekend zijn (Lorenz 1941, Gillham & Gillham 1996). Over de vraag of de Chinese Vlekbekeend een geografisch aanhangsel van de Noordelijke Wilde Eend is, of dat hij aan de oorsprong van deze wijd verspreide noordelijke soort staat, zie bij de Conclusies (Hfdst. 9).

Nog verder in zuidoostelijk Azië kan de Filipijnse Eend *Anas luzonica* (fig. 5) aan de groep van Wilde Eenden worden toegevoegd. Deze over de gehele archipel verspreide endemische Filipijnse Eend (Delacour 1946, Du Pont 1971) heeft een opvallende bruine kop en een effen grijs lichaam en is daardoor een buitenbeentje onder de reeds genoemde satellietsoorten. Hij sluit aan bij de Wenkbrauweend of Pacificische Zwarte Eenden *Anas superciliosa* uit Australië en eilanden in de Pacificische Oceaan met wie hij door sommige auteurs in één soort wordt verenigd (Delacour & Mayr 1945, Dementiev & Gladkov 1952, Johnsgard 1965, 1978, 1979). Van de Filipijnse Eend zijn fertiele bastaarden in gevangenschap bekend met



Een paartje Indiase Vlekbeekend *Anas poecilorhynchos poecilorhynchos* in Keoladeo National Park, India, 20 februari 1999.
A couple Indian Spotbill *Anas poecilorhynchos poecilorhynchos* in Keoladeo National Park, India, 20 februari 1999.

Foto: Wim Smeets.

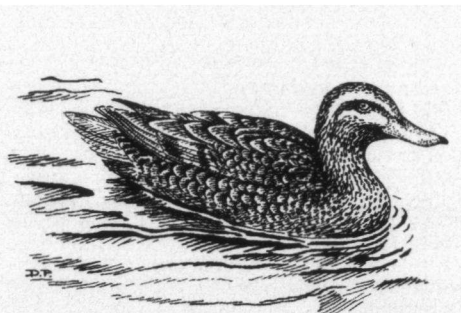
onder meer de Wenkbrauweend (Yamashina 1952). Ofschoon in gevangenschap Filipijnse woerden geen interesse schijnen te tonen voor vrouwtjes van de Noordelijke Wilde Eend (Weller 1980), worden toch bastaarden van deze eenden door Gillham & Gillham (1996) vermeld. De Filipijnse Eend kan moeilijk anders dan uit een eilandisolement van een oude Wilde Eend stam zijn voortgekomen.

Verder in de tropische Pacifische Oceaan, op de eilanden Guam, Tinian en Saipan van de Marianen in Micronesië, kwam nog een andere onmiskenbare vertegenwoordiger van de Wilde Eend groep voor, de Marianeneend *Anas oustaleti*. Deze Eend is intussen uitgestorven. Het betrof hier waarschijnlijk een onstabiele bastaardpopulatie van ten minste twee succesrijke kolonisten, de Pacifische Zwarte Eend en een Oost-Aziatische Wilde Eend of mogelijk de Chinese Vlekbeekend. In gevangenschap verkregen bastaarden van Wilde Eend en Chinese Vlekbeekend leken zoveel op de Marianeneend, dat Yamashina (1948) de theorie van de bastaardnatuur van deze zeer geïsoleerd levende eend uit de Marianen durfde te lanceren. De theorie van een insulaire 'hybrid swarm' in Micronesië wordt thans algemeen aanvaard en wel met de combinatie Noordelijke Wilde Eend en Wenkbrauweend *Anas superciliosa pelewensis* Hartlaub & Finsch. (Baker 1951, Johnsgard, in Mayr & Cottrell, 'Peters Checklist of birds of the world' 1, 2nd ed., 1979: 470, voetnoot).

Hoe het zij, de Marianeneend illustreert de erratische over-zee-verspreidingsmogelijkheden van *Anas superciliosa*, die vanuit Australië heel wat eilanden rond Nieuw-Guinea en elders in de tropische Pacifische Oceaan heeft weten te bereiken en te bezetten. De auteurs die de Pacifische Zwarte Eenden, de Filipijnse Eend en de Vlekbeekenden in één complementair verspreide soort *Anas superciliosa* verenigen lossen daarmee formeel verschillende soortproblemen op, of gaan deze juist uit de weg. In ieder geval vormen al deze eenden een wijd verspreide soortgroep of superspecies binnen de groep van Wilde Eenden.

5. Australische verwanten

Nog verder, in Australië en Nieuw-Zeeland met zijn zuidelijke satellieteilanden Chatham, Stewart, Snares, Campbell en zelfs het subantarctische Macquarie, en op talrijke Pacifische eilanden oostelijk tot de Cook Eilanden (Steadman 1995), leven eenden die in beide geslachten op het eerste gezicht aan een Noordelijk Wilde Eend vrouwtje doen denken: de Australische of Pacifische Zwarte Eend of Wenkbrauweend *Anas superciliosa* (fig. 2 en 6). Hun kenmerken zijn weinig spectaculair en bestaan uit donkere oog- en baardstrepen en een groene vleugelspiegel. Hun verwantschap met de Wilde Eenden van het Noordelijk Halfrond wordt behalve door de overeenkomst van het verenkleed, en de grote overeenkomst van de sociale balts (Johnsgard 1978) gedemonstreerd door het feit, dat zij zich in de vrije natuur onbepikt vermengen met de in zuidelijk Australië vanaf 1867 uit Engeland en vele jaren later ook uit Noord-Amerika ingevoerde Wilde Eenden (Frith 1967, Blakers et al 1984). Datzelfde gebeurde met de in dezelfde tijd uit Australië en Engeland ingevoerde Wilde Eenden in Nieuw-Zeeland (Falla et al 1966). De vermenging heeft plaatselijk in Zuid-Australië



Figuur 6. Australische Zwarte Eend of Australische Wenkbrauweend, *Anas superciliosa*, Pacific Black Duck, *Anas superciliosa*.
D.M.C. Poppe, del.

zo'n omvang bereikt, dat stemmen zijn opgegaan om met name rond de stad Adelaide de Wilde Eend door afschot te verwijderen (Paton et al 1992). In Nieuw-Zeeland is deze vermenging zo sterk, dat de kenmerken van de Noordelijke Wilde Eend daar domineren en de Wenkbrauweend genetisch opgeslokt dreigt te worden (Frith 1967). Noordelijke Wilde Eenden hebben in het zich steeds uitbreidende Nieuw-Zeelandse cultuurland klaarblijkelijk een levensruimte gevonden die op die van Europa en Noord-Amerika lijkt. Mogelijk is de Wenkbrauweend te veel op de rijkdom van subtropische en tropische omstandigheden ingesteld en voelt hij zich in het door ontginning ontstane cultuurland niet thuis en kan hij de grote jachtdruk daar niet verdragen (Balham 1952, Weller 1980).

Daarentegen kan de Wenkbrauweend zich door zijn uitzonderlijke erratische verplaatsingen beter aan de onregelmatigheden van de Australische droogteperiodes aanpassen (Frith 1959, 1963), terwijl de Wilde Eend meer standvogel is en zich in Zuid-Australië het meest in en rondom steden en in stadsparken ophoudt. Ook in en rondom Perth en op andere plaatsen in Western Australia is de daar ingevoerde Noordelijke Wilde Eend zeer plaatselijk verspreid gebleven (Serventy & Whittell 1967).

Wenkbrauweenden broeden ook in Nieuw-Guinea en zuidelijk Indonesië, westelijk tot Sumatra. Hun voorkomen daar, zo ver van het Australische vasteland, kan mogelijk als recente tijdelijke vestiging, vanuit de periodiek opdrogende Australische uitthoek en niet als een oorspronkelijk areaal worden opgevat. Op verschillende eilanden in het Polynesisch gebied zijn subfossiele beenderen van de Wenkbrauweend gevonden, zoals op de Society Eilanden en de Cook Eilanden. Deze eenden leven daar nog steeds en hebben de meer dan 3000 jaren van jacht door de oer-Polynesiër overleefd (Steadman & Kirch 1990, Steadman & Pahlavan 1992, Steadman 1995).

De Wenkbrauweend vertoont veel geografische variatie in lichaamsgrootte. De grootste leven in Australië (*A.s. rogersi* Mathews), die van Nieuw-Zeeland zijn wat kleiner (*A.s. superciliosa* Gmelin) en de kleinste leven op Nieuw-Guinea en op de Polynesische eilanden (*A.s. pelawensis* Hartlaub & Finsch: Amadon 1943). De Wenkbrauweend wordt soms met de Filipijnse Eend en de Aziatische Vlekbeekenden in één soort *Anas poecilorhyncha* verenigd (Delacour & Mayr 1945, Ripley 1961), maar bij Sibley & Monroe (1990) staan zij, naar mijn gevoelen terecht, weer apart. In gevangenschap heeft de Wenkbrauweend gebastaardeerd met de Noordelijke Wilde Eend, Vlekbeekend, Filipijnse Eend, Mellers Eend en Pijlstaart *Anas acuta* (Yamashina 1952).

6. In het hart van de Stille Oceaan

Nog weer verder in het midden van de Stille Oceaan komen of kwamen twee vormen van Wilde Eenden voor op de van oorsprong vulkanische en zeer geïsoleerde Hawaï Eilanden: (1) de Hawaï-eend of koloea *Anas wyvilliana*, vroeger op alle oostelijke Hawaï Eilanden en nu nog op Kauai en Niihau met huidige herintroducties door de Hawaï Department of Land and Natural Resources op Oahu en Hawaï en (2) de Laysan-

eend *Anas laysanensis* op het atol Laysan in het verre westen van de archipel, bijna 2000 km van de Hawaï-eend verwijderd, en in historische tijd ook op het piepkleine atol Lissiansky, nog zo'n 200 km verder westwaarts in de wijde eenzaamheid van de oceaan. Deze eenden zijn sedert Delacour & Mayr (1945) meestal opgevat als geografische vormen of ondersoorten van de Wilde Eend *Anas platyrhynchos*.

De Hawaï-eend (fig.2) lijkt nog het meest op een kleine Noordelijke Wilde Eend met een gereduceerd mannelijk prachtkleed. Hij is slank, met een mooi geschubd verenkleed, bij sommige woorden met een zacht groen glanzende kop en twee zwak gekrulde verlengde staartveren. Hij is 44% lichter in gewicht dan de Noordelijke Wilde Eend, heeft een kleinere kop, lagere borstbeenkam en kleinere schouder- en bekkengordel (Livezey 1993). Zijn aantal is door afschot, ontginning van kustmoerassen en de depredaties van in het voetspoor van de westerse mens meegekomen ratten, mongoezen (op Kauai komen geen mongoezen voor), katten, honden en varkens sterk in aantal achteruitgegaan (Vincent, IUCN/ICBP Red Data Book 1966, Collar & Andrew 1988). Hij overleeft voornamelijk in de nog bestaande kustlagunen en op kusteilandjes. Hij kwam vroeger op alle grote eilanden van de archipel voor, zoals bewezen is door DNA onderzoek van anders moeilijk te determineren subfossiele botten (Cooper et al 1996) en is waarschijnlijk al door de eerste Melanesische kolonisten vanaf rond het begin van onze jaartelling en misschien zelfs meer dan 1000 jaar daarvoor, overbejaagd (Steadman 1995). Hij is zeer territoriaal en agressief (Bottema 1986) en bastaardeert met de plaatselijk ingevoerde Noordelijke Wilde Eenden (Weller 1980).

De Hawaï-eend wordt algemeen als een kolonist van een Noord-Amerikaanse Wilde Eend stam beschouwd en zijn DNA lijkt nog steeds op dat van de Noordelijke Wilde Eend (Cooper et al 1996). Ook nu nog verschijnen Wilde Eenden op de Hawaï Eilanden als onregelmatige wintergasten of dwaalgasten uit Noord-Amerika (Berger 1972). Het ontbreken van selectiedruk vanuit andere soorten eenden en een verlengd voortplantingsgedrag waarbij de zorg voor de jongen met het vrouwtje deelt, hebben waarschijnlijk tot de onderdrukking van het prachtkleed geleid (Kear 1970, Lack 1974, Weller 1980). Het is niet onmogelijk dat eerdere kolonisaties hebben plaatsgevonden van Wilde Eenden die nog geen groene koppen bezaten. Misschien was dat het geval bij de kolonisatie van de voorgangers van de Laysaneend. Hoeveel van zulke kolonisaties uiteindelijk zijn mislukt zal wel altijd een raadsel blijven.

De Laysaneend (fig. 2), ook bekend als Laysantaling, is een kleine eend met veel onregelmatig wit op de kop en rond het oog. Hij wordt meestal als een gedegenereerde eilandvorm van de Noordelijke Wilde Eend opgevat. Het lichaamsgewicht is 59% lichter dan dat van de Noordelijke Wilde Eend. Relatieve vleugellengte, borstbeenkam, schouder- en bekkengordel en poten zijn klein (Livezey 1993). Zijn voortbestaan hangt reeds lang aan een zijden draad. Na eeuwenlang op het circa 370 ha grote, nog geen 4 km lange en slechts tot 12 m

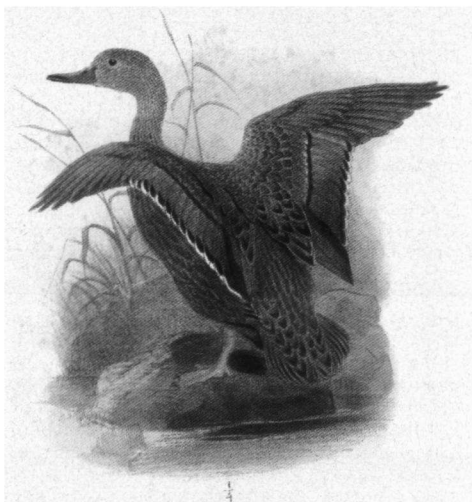
hoge, zandige atol Laysan te hebben overleefd, werd hij in 1909 door Japanse verenhandelaars gedecimeerd en door in 1903 geïmporteerde konijnen (voedselconcurrenten en verstoorders) in het nauw gebracht. In 1912 waren er hoogstens 7 stuks over, in 1950 (na de uitroeiing van de konijnen) toegenomen tot circa 30 en in 1979-1980 tot circa 500 (Moulton & Weller 1984). Daarmee is waarschijnlijk het oorspronkelijke maximale populatieniveau bereikt (Warner 1963). De Laysaneend is een slechte vlieger, leeft grotendeels op het land tussen een dichte kruidenbegroeiing en foerageert vooral 's nachts op zoutvliegen *Neoscatella* en pekelkreeftjes *Artemia* (Moulton & Weller 1984). Op Lisiansky werd hij in 1844 en 1846 door schipbreukelingen om in leven te blijven met de hand gevangen en gegeten en uiteindelijk uitgeroeid (Olson & Ziegler 1995). De Laysaneend moet in historische tijd een veel grotere verspreiding in de Hawaïi archipel hebben gehad dan thans, zoals DNA-onderzoek van subfossiele resten uitwijzen (Cooper et al. 1996). Laysan en Lisiansky waren stellig vanaf het begin zeer suboptimale woongebieden.

De geschiedenis van de Laysaneend is vergelijkbaar met die van de Hawaïi Eend. De vestiging van de Laysaneend op de Hawaïi Eilanden is waarschijnlijk ouder dan die van de Hawaïi-eend, maar dat staat geenszins vast. Ripley (1960) beschreef heel wat verschillen in morfologie (vleugelspiegel groen met zwart) en in gedrag met de Wilde Eend. Daarom wilde hij hem in tegenstelling tot Delacour & Mayr (1945) als een aparte soort beschouwen. Dat lijkt heel plausibel.

De prachtige gekleurde afbeelding van de Laysaneend van Don R. Eckelberry in Warner (1963) toont een paar eenden met een basaal Wilde Eend vrouwtjeskleed, maar de twee Laysaneenden, die ik in oktober 2000 in de waterwildcollectie van dr. S. Bottema in Yde (Drenthe) mocht bewonderen, leken met uitzondering van de verlengde en net een beetje gekrulde middelste staartveren van de woerd helemaal niet op Noordelijke Wilde Eenden. DNA van Laysaneenden is verschillend van DNA van de Noordelijke Wilde Eend (Cooper et al 1996). De donsjongen zijn matgelig en geelbruin en verschillen van die van de Noordelijke Wilde Eend (Ripley 1960). Hoe dit ook moge zijn gekomen, het selectie-effect van de jacht van de eerste Melaneisische vogeletende eilandbewoners (1500-2000 jaar BP) op de inheemse eenden van Hawaïi is waarschijnlijk groot geweest.

De Laysaneend heeft evenals de Hawaïi-eend een verlengde seizoenspaarvorming, waarbij de woerd zeer agressief is en de paren territoriaal zijn. De legsel is klein, de eieren en de kuikens zeer groot (Ripley 1960, S. Bottema, pers. meded.), tegenover een trage voortplanting staat een lange leeftijd van 8-12 jaar (Moulton & Weller 1984).

Aan de kolonisatie van de Hawaïi-eend en de Laysaneend gingen eerdere kolonisaties van ganzen en eenden in de Hawaïi archipel vooraf. De jongste, of misschien gelijktijdige nieuwe vestiging is die van een oer-Canadagans *Branta canadensis* waaruit de huidige nene of Hawaïigans *Branta sandvicensis* is voortgekomen. Daarna zijn waarschijnlijk in het vroegste Pleistoceen de oervormen van enkele niet-vliegende ('flightless') soorten 'reuzengansen' aangekomen, die, voornamelijk op



Figuur 7. Mellers Eend, *Anas melleri*, Meller's Duck, *Anas melleri*.
P.L. Sclater, 1865, pl. XXXIV.

het destijds veel grotere lava-eiland Maui, uit de kolonisatie van een of meer Anatide-eenden zijn ontstaan: Thambetochén, Ptaiochen en Chelychelínechen (Sorenson et al 1999).

7. Een Wilde Eend op Madagascar

In het afrotropische gebied wordt allereerst de aandacht getrokken door een endemische eend van Madagascar, Mellers Eend *Anas melleri* (fig. 7,8,9,10), genoemd naar de genees- en plantkundige Charles James Meller (circa 1836-1869), die de eerste twee Madagascareenden in 1862 verzamelde (Young in litt. 2001). Of zijn vroegere of huidige voorkomen op de eilanden Reunion en Mauritius (nog aanwezig 1977, Todd 1979) natuurlijk is, of dat hij door de koloniserende mens is gebracht, is onzeker (Berlioz 1946), maar het laatste lijkt wel waarschijnlijk. Ook deze tropische eend ziet er in beide geslachten als een wat grijsbruine Noordelijke Wilde Eend vrouwtje uit met als eigen kenmerken: een lange donkergrijze snavel en een zwartgezoomde groene vleugelspiegel. Gedrag en geluiden van deze grote, zware eend zijn beschreven als die van de Noordelijke Wilde Eend (Lorenz 1941, Johnsgard 1965, 1978), maar Young (1999) beschreef enkele kleine verschillen, zoals het ontbreken van het staartwippen of 'neer-op' ('down-up') tijdens de sociale balts. Ook wees hij op het voor de groep van Wilde Eenden uitzonderlijk sterke territoriale gedrag van de woerden, evenals het ook door andere auteurs (Johnsgard 1978) reeds vermelde agressieve gedrag. Dat de woerden daarbij ook 'nek-zwemmen', wat bij de andere soorten een exclusieve vrouwelijke gedragsvorm is, zou met de vrouwelijke trend van het mannelijke verenkleed van Mellers Eend overeenkomen (Lorenz 1941).

Bij de woerden ontbreken de krulletjes in de middelste staartpennen van de Noordelijke Wilde Eend. Deze zijn bij Mellers Eend wel wat verlengd en versmald en effen van kleur (Young 1991). Bij zijn tropische bestaan past het, dat van Mellers Eend geen eclipskleed bekend is



Figuur 8. Mellers Eend, volwassen, *Anas melleri*, Meller's Duck, adult, *Anas melleri*.
Foto: H.G. Young, Durrell Wildlife Conservation Trust, Jersey, Kanaaleilanden, 1991.

(Young 1995) en dat beide oudervogels de zorg voor de jongen delen (Young 1995). Dit laatste zou een behouden, oud fylogenetisch kenmerk zijn (Johnson et al 1999).

Mellers Eend is een bewoner van zoetwatermoerassen en meren tot in de bosgebieden en tot een hoogte van 2000 m (Young 1996). De woerden paren veelvuldig met tamme eenden. Aangezien de bastaarden onbeperkt vruchtbaar zijn (Milon et al 1973) wordt daarom voor het voortbestaan van genetisch zuivere Mellers Eenden gevreesd. Mellers Eend is in de taxonomie van de eenden bekend geworden door de destijds sensationele kruisingsresultaten van J.L. Bonho-

te (1907), die op zijn buiten te Hemel Hempstead, Hertfordshire, Engeland, uiteindelijk een combinatie van *Anas poecilorhyncha* x *Anas platyrhynchos* x *Anas superciliosa* x *Anas melleri* x *Anas acuta* (Pijlstaart) (zie fig. 11 en 12) wist te verkrijgen. Deze en eenvoudiger kruisingen bleken een grote interspecifieke fertiliteit te bezitten, ofschoon de sterfte onder de (heterozygote) vrouwelijke bastaarden groter was dan onder de (homozygote) woerden. De vraag moet dus worden gesteld wanneer en hoe Mellers Eend op Madagascar is terechtgekomen en of hij een nakomeling of een oorsprongsform van de Noordelijke Wilde Eend is (Weller 1980). Voor een bibliografie van Mellers Eend zie Young (1999 A).



Figuur 9. Mellers Eend, volwassen, *Anas melleri*, Meller's Duck, adult, *Anas melleri*.
Foto: H.G. Young, Durrell Wildlife Conservation Trust, Jersey, Kanaaleilanden, 1978.

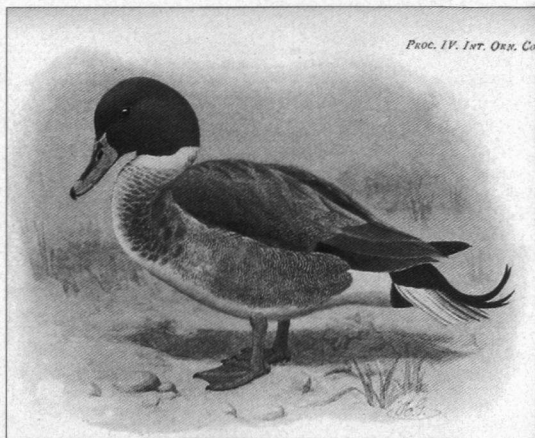
8. Andere Afrikaanse verwanten

Een directe verwant op het Afrikaanse continent hebben de Noordelijke Wilde Eend en Mellers Eend van het nabije Madagascari niet. Het dichtst daarbij zou de Afrikaanse Zwarte Eend *Anas sparsa* (fig. 13) komen, maar deze is in structuur en gedrag te veel gespecialiseerd. Deze grote eend heeft duidelijk andere kleurpatronen door brede witte veerschubben op de bijna zwarte rug, vleugels en staart. In vergelijking met de Wilde Eend gaat het hier wederom in beide geslachten om vrouwelijke verenkleed. Anders dan de Noordelijke Wilde Eend neemt de Zwarte Eend geen aanpassingsrijke oecologische plaats in, maar is hij voor een groot deel gebonden aan stromend zoet water met een rotsachtige of zandige bodem, soms zelfs in bergachtige streken. In verband met zijn leven in stromende wateren heeft de Zwarte Eend een territoriaal en solitair bestaan en werd hij nooit in grote groepen waargenomen (Johnsgard 1978, McKinney, Siegfried et al. 1978). Mannetje en vrouwtje verdedigen gezamenlijk het territorium, dat uit een stuk van een rivier of een beek bestaat, en vechten fel met hun hoornknobbels op de vleugelbocht.

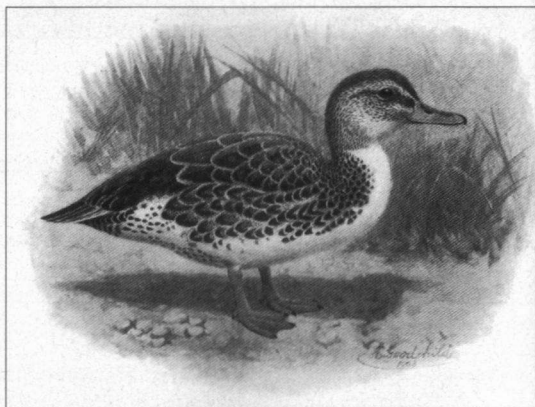
De Zwarte Eend bezit daarenboven opvallende structurele aanpassingen aan het rivierleven, die waarschijnlijk van die van oorspronkelijke moeras-eenden zijn afgeleid. Zij zijn samengevat door McKinney, Siegfried et al (1978), die ook vergelijkingen maakten met de andere 'wildwater'-eenden van het Zuidelijk Halfrond: Salvadori's Eend *Anas (Salvadorina) waiguensis* uit Nieuw-Guinea, de Blauwe Eend *Hymenolaimus malacorhynchos* uit Nieuw-Zeeland en de Bergbeekendeend *Merganetta armata* uit Zuid-Amerika. In vergelijking met deze specialisten is de Afrikaanse Zwarte Eend nog maar nauwelijks met zijn aanpassingen begonnen: een langwerpig lichaam, een lange staart, opvallend grote poten en scherpe nagels om zich op glibberige rotsen in de rivier staande te houden.

Het areaal van de Zwarte Eend omvat oostelijk en zuidelijk Afrika, met geïsoleerde, uitwendig weinig verschillende groepen in het bergland van Kameroen en het laagland van Gabon en mogelijk in Guinea (Brown et al 1982, Scott & Rose 1996). Het voortplantingsgedrag van de Afrikaanse Zwarte Eend lijkt op dat van de Noordelijke Wilde Eend met veel kophalen en sterkere accenten bij het aanmoedigend en uitlokkend paarvormingsritueel van de vrouwtjes, bekend als nekzwemmen en ophitsen (Johnsgard 1965, Siegfried 1968, McKinney, Siegfried et al. 1978, Young 1999). Sociale balts (groepsbalts) kan op de stromende en soms turbulente wateren van het woongebied van de Zwarte Eend niet voorkomen. Bastaarden van de Zwarte Eend worden alleen vermeld van de Krooneend *Netta rufina* (1) (Gray 1958).

Op grond van de genoemde, merendeels kwantitatieve structurele en gedragsverschillen met de rest van het subgenus *Anas* (groep van Wilde Eenden) wordt de Afrikaanse Zwarte Eend als een van de primitiefste vertegenwoordigers van het subgenus beschouwd (Delacour & Mayr 1945, Johnsgard 1978, Livezey 1991). In een door Mayr geconstrueerd 'dendrogram' (aanloop tot een stamboom) wordt de Afrikaanse Zwarte Eend als



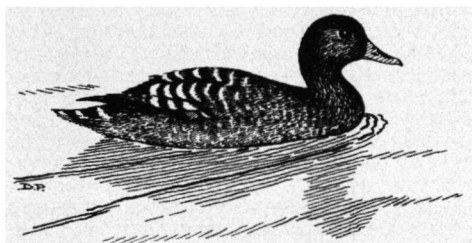
Figuur 11. Bastaard Pijlstaart, *Anas acuta* x Noordoelike Wilde Eend, *Anas platyrhynchos* x Indiase Vlekbeekendeend, *Anas poecilorhynchos*, volwassen in bruidskleed. Hybrid Pintail, *Anas acuta* x Northern Mallard, *Anas platyrhynchos* x Indian Spotbill, *Anas poecilorhynchos*, adult in breeding plumage. J.L. Bonhote, 1907, pl. IX.



Figuur 12. Bastaard Pijlstaart, *Anas acuta* x Noordoelike Wilde Eend, *Anas platyrhynchos* x Indiase Vlekbeekendeend, *Anas poecilorhynchos*, volwassen in eclipskleed. Hybrid Pintail, *Anas acuta* x Northern Mallard, *Anas platyrhynchos* x Indian Spotbill, *Anas poecilorhynchos*, adult in eclipse plumage. J.L. Bonhote, 1907, pl. X.

de eerste zelfstandige aftakking van de groep van Wilde Eenden aangegeven (Mayr et al 1953).

Algemeen verspreid in Afrika is de Geelsnavel-eend *Anas undulata* (fig. 14). Deze eend staat door zijn slanke gele snavel en eenvoudig verenkleed, dat bij de beide geslachten nagenoeg van hetzelfde donkerbruine, ietwat geschubde kleurpatroon is, ook al een stukje verder af van de vormverscheidenheid van de directe verwanten van de Noordelijke Wilde Eend elders in de wereld. Hij heeft een ruime geografische en oecologische verspreiding in Afrika, is het talrijkst in warm-gematigde klimaatgebieden, komt voor in alle typen stilstaande wateren en moerassen en trekt zich niet uit Afrikaanse cultuurgebieden en stedelijke nederzettingen terug (Brown et al 1982). Zijn sociale voortplantingsgedrag is dat van een

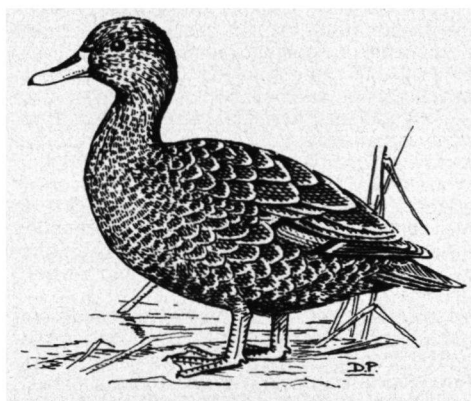


Figuur 13. Afrikaanse Zwarte Eend, *Anas sparsa*.
African Black Duck, *Anas sparsa*.
D.M.C. Poppe, del.

Noordelijke Wilde Eend (Rowan 1963, Johnsgard 1965, 1978), maar de woorden gedragen zich bij de paarvormingsrituelen onafhankelijker ten opzichte van de vrouwtjes dan bij de andere Wilde Eenden, terwijl het aanmoedigend en uitlokkend gedrag van de vrouwtjes wat meer op de voorgrond treedt (Johnsgard 1965, 1978, Siegfried 1968).

Het slanke uiterlijk van de Geelsnaveleend heeft iets weg van de Pijlstaart *Anas acuta*. De Geelsnaveleend wordt door Murton & Kear (1975) als een vroege tak van de Wilde Eenden stam beschouwd. Hoort hij daar werkelijk bij en komt hij echt uit Afrika? Bastaarden in het wild zijn alleen bekend met de Roodsnavelpijlstaart *Anas erythrorhyncha*, ook al van huis uit een Afrikaanse eend, met een verspreidingsgebied dat aan dat van de Geelsnaveleend doet denken en de Bruine Krooneend *Netta erythrophthalma* (Gray 1958, Rowan 1963, Milstein & Osterhoff 1975). In gevangenschap zijn fertiele bastaarden verkregen met de Noordelijke Wilde Eend (Yamashina 1952).

Wanneer de historische zoögeografie een synthetische wetenschap is, ligt het gezochte beginpunt van de Wilde Eend en zijn huidige verwanten daar, waar de ontplooiing der soorten is begonnen en niet waar deze thans eindigt. Dan begint de soortenrij niet bij de Noordelijke Wilde Eend, maar eindigt daarmee en moet als theoretisch uitgangspunt van wereldwijde ontplooiing van de Afrikaanse soorten Zwarte Eend en Geelsnaveleend



Figuur 14. Geelsnaveleend, *Anas undulata*.
Yellow-billed Duck, *Anas undulata*.
D.M.C. Poppe, del.

en de geïsoleerde soorten van het Zuidelijk Halfrond worden aangemerkt. In Mayrs 'dendrogram' van de eenden (Mayr et al 1953) vormen de Geelsnaveleend en Mellers Eend samen de tweede aftakking van de Wilde Eenden (subgenus *Anas*) stam. Zij komen na de Afrikaanse Zwarte Eend. Een analyse van de mogelijkheden van de theorie van zuidelijke herkomst van de Wilde Eenden volgt in de resterende paragrafen.

9. Conclusie

Taxonomie

De taxonomische problemen van de Wilde Eenden omvatten de theorie van de verwantschap en de systematische waarderings die aan taxonomische en geografische eenheden worden toegekend.

Aan de monofyletische verwantschap van de hier behandelde Wilde Eenden wordt momenteel nauwelijks getwijfeld. Deze is beschreven door Delacour & Mayr (1945), gefundeerd door het vergelijkend DNA-onderzoek van Sibley & Ahlquist (1990) en bevestigd door de cladistische analyse van structuur- en gedragskenmerken door Livezey (1991) en een moleculair genetische vergelijking



Figuur 10. Mellers Eend, juveniel, *Anas melleri*, gefokt door S. Bottema, Yde, Drenthe, Nederland. Meller's Duck, young, *Anas melleri*, raised by S. Bottema, Yde, Drenthe, the Netherlands. Foto: prof. dr. S. Bottema, 1999.

door Johnson & Sorenson (1999). Sibley & Monroe (1990, 1993) leidden daarvan een formele systematiek en nomenclatuur af, waarin zij uiteindelijk 11 van de in totaal 43 *Anas*-soorten in het sub-genus *Anas* hebben gerangschikt: *Anas sparsa*, *rubripes*, *fulvigula*, *platyrhynchos*, *wyviliana*, *laysanensis*, *poecilorhyncha*, *luzonica*, *supercilliosa*, *undulata*, *melleri*. Verheijen (1953) en Woolfenden (1961) komen tot weinig hiervan afwijkende conclusies, terwijl Livezey (1991) de Mexicaanse Eend en de Chinese Vlekbeekenden als aparte soorten erkent. Hier worden voor analytische doeleinden provisorisch 14 soorten aangenomen.

Verreweg het kleurrijkste mannelijke prachtkleed ('breeding plumage, definitive alternating plumage') bezitten de woorden van de Noordelijke Wilde Eend (fig. 2 en omslag) die daardoor als huidige hoogtepunt, tevens eindpunt van de ontwikkeling van de groep (subgenus *Anas*) kan worden beschouwd.

Gedrag

De vergelijkende beschrijvingen van het voortplantingsgedrag van de groep van Wilde Eenden (Lorenz 1941, Johnsgard 1965, 1978) laten grote onderlinge overeenkomsten zien van vooral de vijf gedragsstructuren die de band tussen de partners bepalen en bevestigen en van die welke aan de copulatie voorafgaan en daarop volgen, resp. Kophaal, Kort-hoog-woorden, Neer-op, Nek-zwemmen, Ophitsen. De volledigste vorm van dit gedrag wordt bij de Noordelijke Wilde Eend gevonden. Daarmee worden de gedragsvormen van alle wereldwijd verspreide satellietsoorten en verwanten vergeleken. De balts van de zuidelijke soorten is minder gedifferentieerd dan die van de noordelijke soorten (Weller 1980).

Omdat complexiteit in de natuur veelal op ongevarieerdheid volgt en dit proces zelden andersom verloopt, lijkt de Noordelijke Wilde Eend, hoewel uitgangspunt van de vergelijkende gedragsstudies van alle zwemenden, eerder het huidige eindpunt dan de oorsprongsvorm van de groep (subgenus *Anas*) te zijn.

Zoögeografie

Van de broedgebieden van de 14 hier besproken soorten van de groep van Wilde Eenden valt het grote areaal van de Noordelijke Wilde Eend in het noorden van de Oude en de Nieuwe Wereld op (fig. 1). Alle andere soorten zijn in geografisch opzicht satellieten en aanhangsels van de Noordelijke Wilde Eend. Sommige auteurs zijn daardoor geneigd in dit noordelijke areaal het geografische uitgangspunt van de soorten van het subgenus *Anas* te zoeken en de zuidelijke soorten als afgeleiden van de noordelijke te beschouwen (Kear 1975, Johnsgard 1978). Omdat de zuidelijke soorten in structuur, gedrag en oecologische flexibiliteit minder ver voortgeschreden zijn dan de Noordelijke Wilde Eend, kan deze als laatste eindpunt van de ontwikkeling worden beschouwd en kan zijn grote noordelijke areaal als de jongste geografische verovering van de groep worden opgevat. De oorsprong van de soorten van het subgenus *Anas* ligt dan in het zuiden.

Tegen een herkomst uit de zuidelijke continenten

zou kunnen worden aangevoerd, dat van de groep van Wilde Eenden geen vertegenwoordiger uit het Zuid-Amerikaanse deel van het grote voor-tertiaire Gondwanaland bekend is. Zulke vertegenwoordigers zijn wel uit Zuidelijk Afrika, Madagascar, Nieuw-Zeeland en Australië bekend. De kans bestaat, dat zij in Zuid-Amerika zijn uitgestorven, dan wel dat zij voortleven in moeilijk nog als verwant van de Wilde Eend te herkennen soorten. Gedacht kan worden aan de Bronsvleugeleend *Anas (Specularnas) specularis* van zuidelijk Zuid-Amerika, die door alle auteurs als randsoort van het subgenus *Anas* wordt beschouwd (Delacour & Mayr 1945, Sibley & Monroe 1990, 1993, Livezey 1991), of misschien zelfs nog verder van *Anas* verwijderd (Johnson & Sorenson 1999). Het is tekenend, dat Sibley & Monroe (1993) de opsomming van de soorten van het genus *Anas* beginnen met de moeilijk te plaatsen Andeseend 'Lophonetta' en de meer begrijpelijke Bronsvleugeleend '*Specularnas*'.

Rest nog de vraag naar de herkomst van de twee Vlekbeeksoorten. De Indiase Vlekbeek zou vanwege de geologische herkomst van India uit het Gondwanaland heel goed onder de Gondwanasoorten gerekend kunnen worden. Dan is de Chinese Vlekbeek een zuidelijke indringer in de fauna van het noordelijke oercontinent en kan de Noordelijke Wilde Eend zijn geografische nakomeling zijn. In plaats van een aanhangsel te zijn, wijst de Chinese Vlekbeek naar de geografische en taxonomische oorsprong van de Noordelijke Wilde Eend!

Samengevat betekent dit, dat het eenvoudige, bruin gevlekte uiterlijk van de Wilde Eenden van Afrika en Australië het uitgangspunt van het verenkleed van alle Wilde Eenden vertegenwoordigt. Deze theorie leidt tot de veronderstelling, dat de uitzonderlijk bont en fraai gekleurde Noordelijke Wilde Eend uit Eurazië en Noord-Amerika het huidige eindproduct van een wereldwijde ontwikkeling is geworden. De Bronsvleugeleend uit gematigd en koud Zuid-Amerika laat zien wat er mogelijk van de oudste wortel van het evolutionaire gebeuren op de uiteengedreven stukken van het oude Gondwanaland is terechtgekomen.

Met de gestelde zuidelijke herkomst van de wereldwijd verspreide soorten van het subgenus *Anas* wordt de ten opzichte van de zwanen ontvouwde zoögeografische theorie ondersteund (Voous 2000). De *Coscoroba Coscoroba coscoroba* onder de Zwanen en de Bronsvleugeleend onder de Wilde Eenden zijn de met elkaar vergelijkbare oudste nog bestaande Gondwana-elementen van hun respectieve groepen uit de tijd dat de zuidelijke oerlandmassa begonnen was uit elkaar te vallen. Verondersteld wordt dat de *Coscoroba* stam aanzienlijk ouder is dan de *Specularnas* stam.

Het is opmerkelijk, maar in het verband begrijpelijk, dat Cracraft (1973) in zijn analyse van de biogeografie en evolutie van de vogels onder invloed van continentale drift en palaeoklimatologie de Anatidae onbewerkt laat, zelfs die van Zuid-Amerika (1973: 515).

10. Samenvatting

Beschreven worden de structuur- en gedragskenmerken en de geografische en oecologische verspreiding (de zoögeografische kenmerken) van 14 soorten eenden die verenigd kunnen worden in het subgenus *Anas* (Livezey 1991): Noordelijke Wilde Eend, Mexicaanse Eend, Floridaeend, Amerikaanse Zwarte Eend, Hawaï-eend, Laysaneend, Chinese Vlekbekeend, Indiase Vlekbekeend, Filipijnse Eend, Pacificse Zwarte of Wenkbrauweend, Marianeneend, Mellers Eend, Geelsnaveleend, Afrikaanse Zwarte Eend (Hfdst. 1). Al deze eenden zijn allopatrisch: hun verspreidingsgebieden vullen elkaar aan. Sommige auteurs verenigen de Mexicaanse Eend *A. diazi* en de Floridaeend *A. fulvigula* met de Noordelijke Wilde Eend *A. platyrhynchos* of met de Amerikaanse Zwarte Eend *A. rubripes* (Delacour & Mayr 1945). Anderen verenigen de Chinese *A. zonorhyncha* en de Indiase Vlekbekeend *A. poecilorhyncha* in één soort als *Anas poecilorhyncha* (Vaurie 1965) en deze weer met de Filipijnse Eend *A. luzonica* en de Wenkbrauweend *A. superciliosa* onder dezelfde naam (Delacour & Mayr 1945).

Bij de afweging van de onderlinge verwantschappen van de soorten wordt zowel aan de DNA-structuur (Sibley & Ahlquist 1990, Sibley & Monroe 1990, 1993) als aan een cladistische structuuranalyse (Livezey 1991) en aan de ingewikkelde baltshandelingen (Johnsgard 1965, 1978) en bovenal aan de zoögeografische kenmerken van alle soorten aandacht besteed.

Problemen met de soortonderscheiding doen zich voor bij de satellieten en verwanten van de Noordelijke Wilde Eend (Hfdst. 2, 3, 6) en bij de Australische Wenkbrauweend (Hfdst. 4, 5).

Hier worden als regel de gematigde taxonomische opstellingen van Livezey (1991) en Sibley & Monroe (1993) gevolgd. De bijna uitiem geïsoleerde endemische eenden van de Hawaï worden als gevestigde kolonisten van de Noordelijke Wilde Eend opgevat: de Laysaneend *A. laysanensis* is de oudste en meest gewijzigde; de Hawaï-eend *A. wyvilliana* lijkt van jongere, maar toch altijd nog respectabele datum te zijn (Hfdst. 6).

Gegevens over soortbastaardering in de natuur en in gevangenschap worden onder de verschillende soorten besproken (Gray 1958, Gillham & Gillham 1996). Zij zijn soms uiterst verrassend, zoals de door Bonhote (1907) verkregen bastaardcombinatie Indiase Vlekbekeend x Noordelijke Wilde Eend x Wenkbrauweend x Mellers Eend x Pijlstaart *Anas acuta* (Hfdst. 7). Bastaarden bieden daardoor weinig mogelijkheden om de mate van onderlinge verwantschap te schatten.

Van de hier behandelde soorten heeft de Noordelijke Wilde Eend met zijn voorkomen in Europa, Azië en Noord-Amerika verreweg de grootste verspreiding. De woorden van deze soort dragen eveneens verreweg het fraaiste en bontste broedkleed of definitief alternerend verenkleed (Hfdst. 2, 4). Alle andere bezitten min of meer een unisex, eenvoudig gevlekt, neutraal of vrouwelijk kleed. De Noordelijke Wilde Eend wordt daarom als het huidige hoogtepunt en daarmee eindpunt van de ontwikkeling van de hier genoemde *Anas*-soorten beschouwd.

De herkomst van al deze eenden wordt daarmee

naar de zuidelijke continenten, brokstukken van het vroeg-tertiaire Gondwanaland, verschoven. Met name de soorten van Nieuw-Zeeland, Australië en Madagascar moeten dan als de directe nakomelingen van de oudste vertegenwoordigers van de groep worden beschouwd (Hfdst. 5, 7). Ook de Indiase Vlekbekeend kan op grond van zijn huidige verspreiding op een randfragment van Gondwana nauwelijks iets anders dan een nakomeling van de oude Gondwanafauna zijn (Hfdst. 9).

De Bronsvleugeleend *Anas specularis* is mogelijk de huidige Zuid-Amerikaanse nakomeling van de hier bedoelde oersoorten uit Gondwanaland (Hfdst. 9).

Van de hier genoemde Afrikaanse soorten bezit er een, de unisex geklede Geelsnaveleend *Anas undulata* een even grote oecologische flexibiliteit als de Noordelijke Wilde Eend. De ander, de Afrikaanse Zwarte Eend, is gespecialiseerd voor het leven in heldere, stromende wateren en zelfs bruisende bergbekken (Hfdst. 8). De Zwarte Eend wordt als de oudste aftakking van de hier behandelde Gondwana-eenden beschouwd. Daarbij heeft hij niet de hoge specialisatie bereikt van de drie andere 'wild-water'-eenden van het Zuidelijk Halfrond (Hfdst. 8).

Zo is de uiteindelijke herkomst van de Noordelijke Wilde Eend en zijn satellieten, verwanten en specialisten in het zuidelijke oercontinent te zoeken, evenals dat het geval was bij de Zwanen *Coscoroba* en *Cygnus*.

11. Summary

Descriptions are given of the structural and behavioral characters and of the geographical and ecological distribution (together the zoogeographical characters) of 14 species of dabbling ducks in the subgenus *Anas*: Mallard *A. platyrhynchos*, Mexican Duck *A. diazi*, Mottled Duck *A. fulvigula*, American Black Duck *A. rubripes*, Hawaiian Duck *A. wyvilliana*, Laysan Duck *A. laysanensis*, Chinese Spotbill *A. zonorhyncha*, Indian Spotbill *A. poecilorhyncha*, Philippine Duck *A. luzonica*, Pacific Black Duck *A. superciliosa*, Mariana Duck *A. oustaleti*, Meller's Duck *A. melleri*, Yellow billed Duck *A. undulata*, African Black Duck *A. sparsa* (Chapter 1). Some authors treat the Mexican Duck and the Mottled Duck as members of either the Mallard or the American Black Duck (Delacour & Mayr 1945). Others consider the Chinese and Indian Spotbills as conspecifics under the name *Anas poecilorhyncha* (Vaurie 1965, Ripley 1961), or prefer to lump these with the Philippine Duck and the Pacific Black Duck, also under the name of *A. poecilorhyncha* (Delacour & Mayr 1945, Johnsgard 1978).

When evaluating the interrelationship of the species concerned, the following details have been taken into account: the phenetic comparison of DNA-structures by Sibley & Ahlquist (1990) and Sibley & Monroe (1990, 1993), the cladistical analysis of structure and anatomy by Livezey (1991), the complex courtship displays described by Johnsgard (1965, 1978), and above all the zoogeographical characters of each species.

Problems with species limits are apparent with respect to the satellites and relatives of the Mallard (Chapters 2, 3, 6) and the Pacific Black Duck

(Chapters 4, 5). As a rule the moderate taxonomic positions by Livezey (1991) and Sibley & Monroe (1993) have been followed. The highly isolated endemic ducks of the Hawaii Islands are treated as established colonists of the Mallard: the Laysan Ducks thought to be the oldest and most obviously modified species, and the Hawaiian Duck, which seems to be of a younger, but nonetheless respectable age (Chapter 6).

Data on interspecific hybrids in nature and in captivity are given in each species account (Gray 1958, Gillham & Gillham 1996). Some of these are most surprising, such as a hybrid obtained by Bonhote (1907) in England of the combination Indian Spotbill x Mallard x Pacific Black Duck x Meller's Duck x Northern Pintail *A. acuta* (Chapter 7, fig. 13). Apparently hybrids offer poor possibilities for estimating interrelationships of these ducks.

Of the species mentioned the Mallard with its occurrence in Europe, Asia and North America has by far the widest distribution. Equally 'by far' male Mallards have the most brilliant and colourful breeding or definitive alternating plumage (Chapter 2, 9). The remaining species can boast sober unisex, spotted neutral or feminine plumages only. The Mallard is therefore suggested to be the present climax of the evolutionary development of these ducks.

By accepting this theory the origin of all species of the subgenus *Anas* has been shifted to the southern continents, which are the floating remaining fragments of the early tertiary Gondwana landmass. Particularly the species inhabiting at present New-Zealand, Australia, India and Madagascar must be the direct descendants of the oldest representatives of the group (Chapters 5, 7, 9). Most probably the Bronze-winged Duck *Anas specularis* of southern South America is the modified descendant of the oldest of these duck species in this part of the broken-up Gondwana continent (Chapter 9).

Of the African species mentioned here, one, the unisex-clad Yellow-billed Duck shares the ecological flexibility of the Mallard. The other, the African Black Duck, is specialized for life in clear running waters, including wild-water mountain torrents (Chapter 8). The Black Duck is thought to represent the oldest branch from the stem of Gondwana-

na-ducks treated here. It has, however, not yet reached the high degree of specialization of the three other known Southern Hemisphere wild-water ducks (Chapter 8).

Thus, the ultimate origin of the Mallard and its satellites, relatives and specialists has been suggested to be the primordial southern landmass of Gondwana, as was the case in the swans (Voous 2000). The swan *Coscoroba* and the Bronze-winged Duck are therefore of comparable great age. Probably it is the Chinese Spottbill that is pointing towards the origin of the Northern Mallard complex (chapter 9).

12. Dankbetuiging

Wederom ben ik dankbaar voor de overvloedige assistentie tijdens de voorbereiding van deze studie ontvangen van Tineke G. Prins (Zoologisch Museum, Universiteit van Amsterdam) en dr. J.W. Schoorl Jr. (Amsterdam). Bij het verzamelen van de talrijke literatuurbronnen hielpen Jooske de Sonnaville en haar assistenten van de Plantage Bibliotheek van de Universiteit van Amsterdam en R. de Ruiter van het Nationaal Museum 'Naturalis' te Leiden.

Mevr. Tatjana Das (IBED, Universiteit van Amsterdam) en Tineke G. Prins (Zoologisch Museum, Universiteit van Amsterdam) typten de tekst en prof. dr. J.H. Geuze (Kockengen) en drs. D.M.C. Poppe (Almelo) maakten respectievelijk het kleurenomslag en de niet gemakkelijke illustraties. Voorts gaat mijn dank uit naar: C. Davison Ankney (London, Ontario, Canada), S. Bottema (Yde, Drenthe), R.W.R.J. Dekker (Leiden), Janet Kear (Umberleigh, Devon, Engeland), D.G. Krementz (Athens, Georgia, USA), Bradley C. Livezey (Lawrence, Kansas, USA), Thomas D. Nudds (Guelph, Ontario, Canada), C.S. Roselaar (Amsterdam), C. Smeenk (Leiden), David W. Steadman (Albany, New York, USA), H.Glyn Young (Durrell Wildlife Conservation Trust, Trinity, Jersey, Channel Islands), L.A. van der Laan (fotograaf, Zoologisch Museum Amsterdam).

Dr. Janet Kear, dr. B.C. Livezey en H. Glyn Young waren zo vriendelijk een eerste versie van de samenvatting kritisch te lezen. Van hun opmerkingen heb ik in dank geprofitteerd. Dr. S. Bottema en H. Glyn Young hielpen mij met nuttige foto's.

■ Professor dr. K.H. Voous, Van der Duyn van Maasdamlaan 28, 1272 EM Huizen (035) 525 34 89.

LITERATUUR:

- All, S. & S.D. Ripley (1968): Handbook birds of India and Pakistan. 1. Oxford University Press, Bombay, India, London, UK, New York, USA.
- Amadon, D. (1943): Birds collected during the Whitney South Sea Expedition. 52. Notes on some non-passerine genera. 3. A revision of *Anas superciliosa*. American Museum Novitates 1237: 1-5.
- American Ornithologists' Union (1998): Check-list of North American birds. 7th ed. American Ornith. Union, Washington, D.C., USA.
- Anderson, D.R. & K.P. Burnham (1976): Population ecology of the mallard. VI. The effect of exploitation on survival. Resource Publ. Fish and Wildlife Serv. 128: 1-66.
- Ankney, C. Davison & D.G. Dennis (1988): Response to Hepp et al. Auk 105: 807-808.
- Ankney, C. Davison, D.G. Dennis & R.C. Bailey (1987): Increasing Mallards, decreasing American Black Ducks - Coincidence or cause and effect? J. Wildlife Manage. 51: 523-529.
- Ankney, C. Davison, D.G. Dennis & R.C. Bailey (1989): Increasing Mallards, decreasing American Black Ducks - No evidence for cause and effect: a reply. J. Wildlife Manage. 53: 1072-1075.
- Ankney, C. Davison, D.G. Dennis, L.N. Wishard & J.E. Seeb (1986): Low genic variation between Black Ducks and Mallards. Auk 103: 701-709.
- Austin, Jr., O.L. & N. Kuroda (1953, herdr. 1972): The birds of Japan, their status and distribution. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 109: 279-637.
- Avise, J.C., C. Davison Ankney & W.S. Nelson (1990): Mitochondrial gene trees and the evolutionary relationships of Mallard and Black Ducks. Evolution 44: 1109-1119.

- Baker, R.H. (1951): The avifauna of Micronesia, its origin, evolution, and distribution. University of Kansas Publ. Mus. Nat. History 3: 1-359.
- Balham, R.W. (1952): Grey and Mallard Ducks in the Manawatu District, New Zealand. *Emu* 52: 163-191.
- Barnes, G.G. & T.D. Nudds (1991): Salt tolerance in American Black Ducks, Mallards, and their F1-hybrids. *Auk* 108: 89-98.
- Bauer, K.M. & U.N. Glutz von Blotzheim (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 2 (1). Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main, Duitsland.
- Beer, J.V. (1968): The tracheae of hybrid Anatidae. *Bull. Brit. Orn. Club* 88: 4-15.
- Berger, A.J. (1972): Hawaiian birdlife. University Press of Hawaii. Honolulu.
- Berlioz, J. (1946): Oiseaux de la Réunion. Faune de l'empire français. 4, Parijs, Frankrijk.
- Blakers, M., S.J.J.F. Davies & P.N. Reilly (1984): The atlas of Australian birds. Melbourne University Press, Melbourne, Victoria, Australië.
- Bonhote, J.L. (1907): Some notes on the hybridising of ducks. *Proc. IV Int. Ornith. Congress (Londen 1905)*: 235-264.
- Bossema, I. & E. Roemers (1985): Mating strategy, including mate choice, in Mallards. *Ardea* 73: 147-157.
- Bottema, S. (1986): De Hawaïeend. *Aviornis* 13 (68): 7-9.
- Brodsky, L.M., C.D. Ankney & D.G. Dennis (1988): The influence of male dominance on social interactions in black ducks and mallards. *Anim. Behavior* 36: 1371-1378.
- Brown, L.H., E.K. Urban & K. Newman (1982): The birds of Africa. 1. Academic Press, Londen, UK, New York, USA.
- Collar, N.J. & P. Andrew (1988): Birds to watch. The ICBP world checklist of threatened birds. ICBP Technical Publ. 8.
- Conroy, M.J., G.G. Barnes, R.W. Bethle & T.D. Nudds (1989): Increasing Mallards, decreasing American Black Ducks - No evidence for cause and effect: a comment. *J. Wildlife Manage.* 53: 1065-1071.
- Cooch, F.G. & H. Boyd (1984): Changes in the net export of Mallard from western Canada and the contiguous US, 1972-1982. *Progress Notes Canadian Wildlife Service* 142: 1-27.
- Cooper, A., J. Rhymer, H.F. James, S.L. Olson, C.E. McIntosh, M.D. Sorenson & R.C. Fleischer (1996): Ancient DNA and island endemics. *Nature* 381: 484.
- Cracraft, J. (1973): Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. *J. Zool.* 169: 455-545.
- Cramp, S. (ed.) (1977): The birds of the western Palearctic. 1. Oxford University Press, Oxford, Londen, UK & New York, USA.
- Cuerel, P. & S. Thongsatja (1993): Mallard *Anas platyrhynchos* a new species for Thailand. *Forktail* 8: 151-152.
- Delacour, J. (1956): The waterfowl of the world. 2. The dabbling ducks. *Country Life*, Londen, UK.
- Delacour, J. (1964): The waterfowl of the world. 4. *Country Life*, Londen, UK.
- Delacour, J. & E. Mayr (1945): The family Anatidae. *Wilson Bull.* 57: 3-55.
- Dementiev, G.P. & N.A. Gladkov, et al. (1952): *Pticy Sovetskogo Sojuza*. IV. Moskou, NAUK.
- Dementiev, G.P. & N.A. Gladkov (1967): Birds of the Soviet Union. 4. Jerusalem, Israel Program Scient. Transl.
- Falla, R.A., R.B. Sibson & E.G. Tarbott (1966): A field guide to the birds of New Zealand. Collins, Londen, UK.
- Frith, H.J. (1959): Ecology of wild ducks in inland Australia. *Biogeography and ecology in Australia (Monographiae Biologicae, VIII)*: 383-395.
- Frith, H.J. (1963): Movements and mortality rates of the Black Duck and Grey Teal in south-eastern Australia. *CSIRO Wildlife Research* 8 (2): 119-131.
- Frith, H.J. (1967): Waterfowl in Australia. Angus & Robertson, Sydney, Australia.
- Gillham, E. & B. Gillham (1996): Hybrid ducks. E. & B. Gillham, Wellington, Surrey, England.
- Gray, A.P. (1958): Bird hybrids. Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham Royal, Bucks., England.
- Hanson, A.R. & C.D. Ankney (1994): Morphometric similarity of Mallards and American Black Ducks. *Canad. J. Zoology* 72: 2248-2251.
- Harrison, J.M. (1944): The races of Mallard. *Bull. Brit. Ornith. Club* 64: 58-60.
- Hepp, G.R., J.M. Novak, K.T. Scribner & P.W. Stangel (1988): Genetic distance and hybridization of Black Ducks and Mallards: a morph of a different color? *Auk* 105: 804-805.
- Hubbard, J.P. (1977): The biological and taxonomic status of the Mexican Duck. *Bull. New Mexico Dept. Game and Fish*, 16, Albuquerque, New Mexico.
- Johnsgard, P.A. (1961): Evolutionary relationships among the North American mallards. *Auk* 78: 3-43.
- Johnsgard, P.A. (1965): Handbook of waterfowl behavior. Constable, Londen, UK.
- Johnsgard, P.A. (1978): Ducks, geese and swans of the world. University of Nebraska Press, Lincoln, Neb., USA & Londen, UK.
- Johnsgard, P.A. (1979): Order Anseriformes, in: E. Mayr & G.W. Cottrell (ed.), Check-list of birds of the world. 1, sec. ed.: 425-506. Museum Comparative Zoology, Cambridge, Mass., USA.
- Johnson, K.P. & M.D. Sorenson (1999): Phylogeny and biogeography of dabbling ducks (genus: *Anas*): A comparison of molecular and morphological evidence. *Auk* 116: 792-805.
- Johnson, K.P., F. McKinney & M.D. Sorenson (1999): Phylogenetic constraint on male parental care in the dabbling ducks. *Proc. R. Soc. Londen B* 266: 759-763.
- Kear, J. (1975): Salvadori's Duck of New Guinea. *Wildfowl* 26: 104-111.
- Kear, J. (1990): Man and wildfowl. Poyser, Londen, UK.
- Lack, D. (1974): Evolution illustrated by waterfowl. Blackwell, Oxford, England.
- Lewington, I., P. Alström & P. Colston (1991): Field guide to the rare birds of Britain and Europe. Harper & Collins, Londen, UK.
- Lister, R. (1973): Mallard. *Hinterland Who's Who*. Canadian Wildlife Service.
- Livezey, B.C. (1991): A phylogenetic analysis and classification of recent dabbling ducks (Tribe Anatini) based on comparative morphology. *Auk* 108: 471-507.
- Livezey, B.C. (1993): Comparative morphometrics of *Anas* ducks, with particular reference to the Hawaiian Duck *Anas wyvilliana*, Laysan Duck *A. laysanensis*, and Eaton's Pintail *A. eatoni*. *Wildfowl* 44: 75-100.
- Lorenz, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *J. Ornith. Erg.bd III (Festschr. Oskar Heinroth)*: 194-294.
- Madge, S. & H. Burn (1988): *Wildfowl. An identification guide to the ducks, geese and swans of the world*. Christopher Helm, Londen, UK.
- Mayr, E. & G.W. Cottrell (1979): James L. Peters' Check-list of birds of the world. 1 (2nd ed.). Museum Comparative Zool., Harvard Coll., Cambridge, Mass., USA.
- Mayr, E., E.G. Linsley & R.L. Usinger (1953): *Methods and principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York, USA, Toronto, Canada, Londen, UK.
- Mayr, E. & L.L. Short (1970): *Species of North American birds*. Publ. Nuttall Ornith. Cl. 9.

- McKinney, F., W.R. Siegfried, I.J. Ball & P.G.H. Frost (1978): Behavioral specializations for river life in the African Black Duck (*Anas sparsa* Eyton). *Zeitschr. Tierpsychol.* 48: 349-400.
- Merendino, M. Todd & C. Davison Ankney (1994): Habitat use by Mallards and American Black Ducks breeding in central Ontario. *Condor* 96: 411-421.
- Merendino, M. Todd & C. Davison Ankney & D.G. Dennis (1993): Increasing Mallards, decreasing American Black Ducks - More evidence for cause and effect. *J. Wildlife Management* 57: 199-208.
- Milon, P., J.J. Petter & G. Randrianasolo (1973): Faune de Madagascar. 25. Oiseaux. Tananarive, ORSTOM & Parijs, CNRS, Frankrijk.
- Milstein, P. le S. & D.R. Osterhoff (1975): Blood-tests identify hybrid wild ducks new to science. *Bokmakierie* 27: 70-71.
- Moulton, D.W. & M.W. Weller (1984): Biology and conservation of the Laysan Duck (*Anas laysanensis*). *Condor* 86: 105-117.
- Murton, R.K. & J. Kear (1975): The role of daylength in regulating the breeding seasons of wildfowl. In: *Light as an ecological factor*. 2: 337-357. Blackwell, Oxford, UK.
- Ogilvie, M. & Rare Breeding Birds Panel (1998): Rare breeding birds in the United Kingdom in 1995. *British Birds* 91: 417-447.
- Olson, S.L. & A.C. Ziegler (1995): Remains of land birds from Lisiansky Island, with observations on the terrestrial avifauna of the northwestern Hawaiian Islands. *Pacific Science* 49: 111-125.
- Palmer, R.S. (1976): Handbook of North American birds. 2 (1). Yale University Press, New Haven, USA, Londen, UK.
- Paton, J.B., R. Storr, L. Delroy & L. Best (1992): Patterns to the distribution and abundance of Mallards, Pacific Black Ducks and their hybrids in South Australia in 1987. *South Austral. Ornith.* 31: 103-110.
- Phillips, J.C. (1912): A reconsideration of the American Black Ducks with special reference to certain variations. *Auk* 29: 295-306.
- Phillips, J.C. (1923): A natural history of the ducks. II. Constable, Londen, UK.
- Pont, J.E. du (1971): Philippine birds. Delaware Museum of Natural History, Monograph Series No. 2, Greenville, Delaware, USA.
- Ripley, S.D. (1960): Laysan Teal in captivity. *Wilson Bull.* 72: 244-247.
- Ripley, S.D. (1961): A synopsis of the birds of India and Pakistan. Bombay Natural History Society.
- Ripley, S.D. (1982): A synopsis of the birds of India and Pakistan. 2nd ed. Bombay Natural History Society, Bombay, India.
- Roberson, D. (1980): Rare birds of the West Coast of North America. Woodcock Publications, Pacific Grove, California, USA.
- Rowan, M.K. (1963): The Yellowbill Duck *Anas undulata* Dubois in southern Africa. *Ostrich*, suppl. 5: 1-56.
- Samuels, E.A. (1883): The birds of New England. Lockwood & Brooks, Boston, Mass., USA.
- Schiöler, E. Lehn (1925): *Danmarks Fugle*. 1. Nordisk Forlag, Kopenhagen, Denemarken.
- Scott, D.A. & P.M. Rose (1996): Atlas of Anatidae populations in Africa and western Eurasia. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands.
- Serventy, D.L. & H.M. Whittell (1967): Birds of Western Australia. 4th ed. Lamb Publications, Perth, Western Australia.
- Short, L.L. (1978): The biological and taxonomic status of the Mexican Duck. *Auk* 95: 625.
- Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist (1990): Phylogeny & classification of birds. Yale University Press, New Haven, USA & Londen, England.
- Sibley, C.G. & G.L. Monroe, Jr. (1990): Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven, USA, Londen, UK.
- Sibley, C.G. & B.L. Monroe, Jr. (1993): A supplement to distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven, USA, Londen, UK.
- Siegfried, W.R. (1968): The Black Duck in the south-western Cape. *Ostrich* 39: 61-75.
- Slater, P. (ed.) (1970): Field guide to Australian birds. Non-Passerines. Oliver & Boyd, Edinburgh, UK.
- Smythies, B.E. & C. Cranbrook (1981): The birds of Borneo. 3rd ed. Sabah Soc., Sabah & Malayan Nature Soc., Malaysia.
- Sorenson, M.D., A. Cooper, E.E. Paxinos, T.W. Quinn, H.F. James, S.L. Olson & A.C. Fleischer (1999): Relationships of the extinct moa-nalos, flightless Hawaiian waterfowl, based on ancient DNA. *Proc. Royal Soc. Londen B* 266: 2187-2193.
- Steadman, D.W. (1995): Extinction of birds on tropical pacific islands. In: D.W. Steadman & J.I. Mead, "Late Quaternary environments and deep history: a tribute to Paul S. Martin". Scientific Papers (Hot Springs, South Dakota, USA) 3: 33-49.
- Steadman, D.W. & P.V. Kirch (1990): Prehistoric extinction of birds on Mangaia, Cook Islands, Polynesia. *Proc. National Academy Sciences* 87: 9605-9609.
- Steadman, D.W. & D.S. Pahlavan (1992): Extinction and biogeography of birds on Huahine, Society Islands, French Polynesia. *Geoarchaeology* 7: 449-483.
- Todd, F.S. (1979): Waterfowl: ducks, geese and swans of the world. Sea World Press, San Diego, Cal., USA.
- Vaurie, C. (1965): The birds of the palearctic fauna. Non-Passeriformes. Witherby, Londen, UK.
- Verheyen, R. (1953): Bijdrage tot de osteologie en de systematiek der Anseriformes. *Giervalk* 43: 373-497.
- Vincent, J. (1966): Red data book. 2. Aves. Survival Service Commission, IUCN, Morges, Zwitserland.
- Voous, K.H. (2000): De verspreidingsgeschiedenis van zwanen, ganzen en eenden. 1. Zwanen als wegwijzers in de zoögeografie. *Vogeljaar* 48: 97-110.
- Warner, R.E. (1963): Recent history and ecology of the Laysan Duck. *Condor* 65: 3-23.
- Weller, M.W. (1980): The island waterfowl. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA.
- Woelfenden, G.E. (1961): Postcranial osteology of the waterfowl. *Florida State Mus. Bull.* 6: 1-129.
- Yamashina, Y. (1948): Notes on the Marianas Mallard. *Pacific. Sci.* 2: 121-124.
- Yamashina, Y. (1952): Classification of the Anatidae based on the cyto-genetics. *Papers Coord. Comit. Res. Genetics* 3: 1-34.
- Young, H. Glyn (1991): Sexual dimorphism in Meller's Duck *Anas melleri*. *Bull. Brit. Orn. Cl.* 111: 225-228.
- Young, H. Glyn (1995): Territoriality and reproductive behaviour of Meller's Duck *Anas melleri*. *Dodo* 31: 82-94.
- Young, H. Glyn (1996): Meller's Duck, Africa's forgotten Mallard. *Bull. African Bird Club* 3: 87-89.
- Young, H. Glyn (1999): Comparative study of the courtship displays of Meller's Duck *Anas melleri*, Yellowbilled Duck *A. undulata* and Northern Mallard *A. platyrhynchos*. *Ostrich* 70: 117-122.
- Young, H. Glyn (1999A): The endemic wildfowl of Madagascar. An annotated bibliography. Durrell Wildlife Conservation Trust, Research Department, 3rd ed.: 1-18.