

De verspreiding der Kleine Zwanen, *Cygnus b. bewickii* Yarr., in de Zuiderzee, vóór en na de verzoeting

(14e Publicatie van de "Club van Zuiderzeewaarnemers")

**G. A. Brouwer &
L. Tinbergen**

Oorspronkelijk gepubliceerd in
Limosa 12 (1939): 1-18

Om diverse redenen krijgt de Kleine Zwaan in Nederland meer aandacht dan de meeste andere vogelsoorten. Deze bijzondere belangstelling stamt al van voor de oorlog, getuige dit artikel uit 1939, dat verscheen in de twaalfde jaargang van Limosa. Ter gelegenheid van de 75^e jaargang van Limosa wordt dit omvangrijke verhaal in een iets verkorte versie herplaatst, gevolgd door een tweede artikel dat de ontwikkelingen die de Kleine Zwaan sindsdien in Nederland heeft doorgemaakt beschrijft. Het artikel van Brouwer en Tinbergen is waarschijnlijk één van de bekendste en meest gebruikte uit de vooroorlogse jaargangen van Limosa. Tussen de vele taxonomisch getinte of anecdotische bijdragen had dit verhaal voor die periode een opvallend ecologische strekking. Door de brede opzet van het onderzoek en de uitvoerige beschrijvingen leent het zich uitstekend voor een vergelijking met de huidige situatie en leidt het tot een beter begrip van het functioneren van de ecosystemen in het IJsselmeergebied.

Inleiding

Ten Kate (1930) heeft er de aandacht op gevestigd, dat de Zuiderzee een belangrijke overwinteringsplaats is van de Kleine Zwaan, *Cygnus b. bewickii* Yarr. Deze soort, die ten Oosten van de Witte Zee broedt, heeft in West-Europa twee belangrijke overwinteringsgebieden: Ierland (Ussher & Warren 1900) en Nederland. In Ierland komt hij op vele aestuariën en zoetwatermeren langs de gehele westkust voor. In Nederland houdt hij zich buiten de Zuiderzee nergens lang en geregeld op, al vertoeven er ook enkele exemplaren voor langer of korter tijd op onze ondiepe meren (Zuidlaardermeer, Groote Meer bij Ossendrecht), rivieroevers (Biesbosch), overstroomde groenlanden, en op de Wadden (Noordkust van Groningen, Griend).

De verzoeting van de Zuiderzee sinds de afsluiting in 1932, die de levensomstandigheden van zo vele organismen veranderde, heeft ook op de zwanen een invloed uitgeoefend. Toen wij bij toeval bemerkten, dat hun verspreidingsgebied veranderde, leek het ons van belang, deze verandering te volgen, om zodoende iets te weten te komen van de factoren, die de verspreiding van de zwanen bepalen.

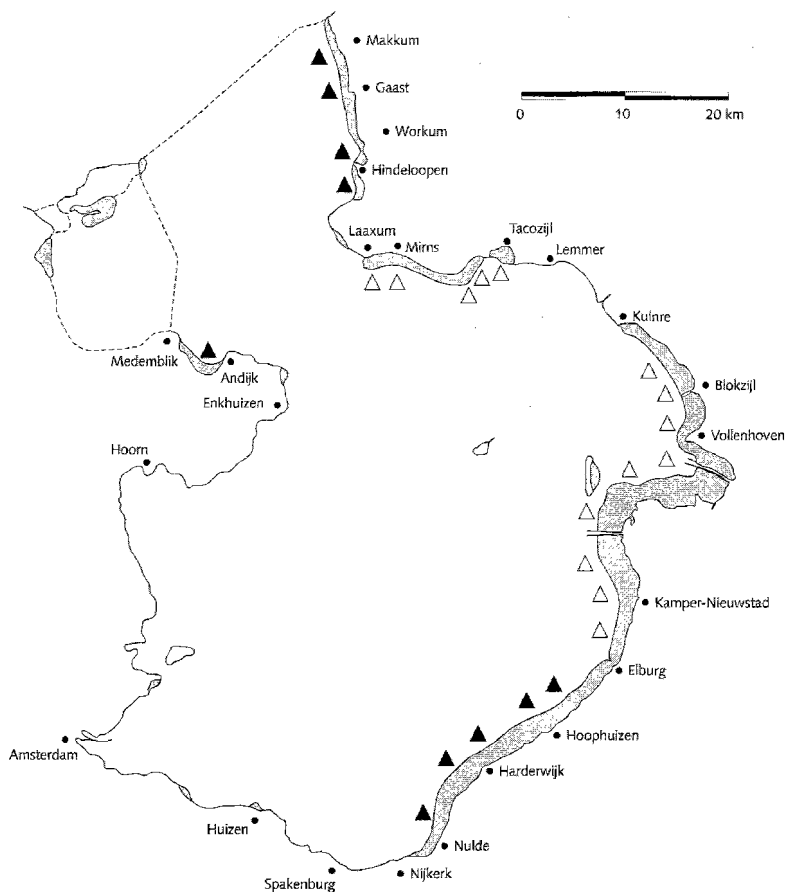
Onze aandacht werd op de verandering van het voorkomen gevestigd, toen in de winter van

1934 grote aantallen zwanen verschenen aan de Gelderse Zuiderzeekust bij Hoophuizen (figuur 1). Vóór die tijd kwamen zij hier slechts sporadisch voor. Gedurende de jaren 1929-1937 waren wij in het einde van December steeds in de omgeving en noteerden de volgende aantallen geelbekkige zwanen:

1929:	27 Dec.: 4 stuks in zee, ten Oosten van Harderwijk 28 Dec.: 4 + 6 ZW, 30 ZW, invallend 29 Dec.: 28 + 10 ZW
1930:	3 waarnemingsdagen, negatief
1931:	3 waarnemingsdagen, slechts 30 Dec.: 4 ZW
1932:	3 waarnemingsdagen, negatief
1933:	7 waarnemingsdagen, negatief; echter veel ijs voor de kust
1934:	5 waarnemingsdagen, dagelijks 200 voedselzoekend
1935:	3 waarnemingsdagen, dagelijks 100 à 500 voedselzoekend
1936:	4 waarnemingsdagen, dagelijks 800 à 1200 voedselzoekend
1937:	8 waarnemingsdagen, dagelijks 100 à 400 voedselzoekend

Nu is deze kuststrook onder invloed van de verzoeting sterk veranderd. Vóór 1934 was de on-

Figuur 1. Verspreiding der zwanen vóór en na de verzoeting, volgens mededeling van de bevolking. *Distribution of swans before and after desalination, according to local information.* Grijs: gebieden met minder dan 1 m water. *In grey : areas where the depth is less than 1 m.* Zwarte driehoekjes: zwanen eerst sinds 1932-1936 geregeld verschenen. *Black triangles: Swans have appeared since 1932-1936.* Witte driehoekjes: zwanen zijn altijd talrijk geweest. *White triangles: Swans have always been abundant.*



diepe oeverzone onbegroeid. In 1934 was hier voor het eerst een dichte begroeiing van waterplanten, in hoofdzaak Schedefonteinkruid *Potamogeton pectinatus*. Daar het ons bekend was, dat zwanen in hoofdzaak plantaardig voedsel eten, lag het voor de hand, een samenhang tussen de begroeiing en het verschijnen der zwanen te veronderstellen.

Om dit verband tussen de begroeiing en het voorkomen der zwanen verder na te gaan, stelden wij ons in de jaren 1935-1937 zoveel mogelijk op de hoogte van de wijze van voedsel zoeken en van de aard van het voedsel en ook van de verspreiding van zwanen en begroeiing vóór en na de verzoeting.

Wat het laatste betreft, voor een census over een gebied van de grootte van de Zuiderzee, zijn weinig vogelsoorten geschiktter dan de zwanen. Doordat het uitgesproken kustvogels zijn, is hun voorkomen steeds vanaf de oever vast te stellen. Dank zij hun afmetingen en kleur zijn zij zelfs onder slechte waarnemingsomstandighe-

den (golvende zee, donker winterweer) nog op grote afstand te onderscheiden. Tenslotte is de bevolking meestal op de hoogte van hun voorkomen, omdat de jacht op zwanen nog pas weinige jaren verboden is.

Bij de tellingen van zwanen ondervonden wij zeer veel hulp van de heren H. H. Buisman, B. van Koersveld, G. P. J. Schuyt, J. E. Sluiter en K. Wolff, terwijl Dr. C. G. B. ten Kate en Dr. G. Kruseman ons verplichtten door de mededeling van verschillende van hun gegevens. Waardevolle gegevens kwamen wij ook steeds van de bevolking te weten.

Wijze van voedselzoeken en voedsel

Jagers uit Kampen, Blankenham, Oude Mirdum en Makkum vertelden ons, dat de zwanen kuilen in de zeebodem graven en wortels van waterplanten eten. In de winters van 1936/37 en 1937/38 konden wij dit bij herhaling bevestigen. In de ornithologische literatuur vonden wij alleen

bij Naumann wat uitvoeriger gegevens over de voedingsgewoonten der geelgesnauwde zwanen *C. cygnus* en *C. bewickii*. Daar onze waarnemingen de beschrijvingen van Naumann aanvullen en ten dele bevestigen, laten wij ze hier volgen. De zwanen zoeken hun voedsel zwermend, in ondiep water. De grootste diepte, waarop wij zwanen zagen voedselzoeken, bedroeg 1 m. In de regel was de diepte slechts 20-60 cm. De dieren zoeken hun voedsel op de bodem, die zij in meterdiep water al grondelend bereiken en op ondiepere plaatsen door alleen de hals onder water te steken. (Er zij in dit verband aan herinnerd, dat de lengte van kop en hals van *C. bewickii* niet minder dan 50-60 cm bedraagt.)

Bij het voedselzoeken graven de zwanen, zoals reeds gezegd, diepe kuilen in de bodem. Dit geldt ten minste voor water van 20-60 cm diepte. Of zij in meterdiep water ook kuilen graven, konden wij niet vaststellen. Waarschijnlijk is het niet.

De kuilen worden met de poten uitgekrabd en mogelijkerwijze al slobberend met de snavel uitgediept (dit laatste is de manier, waarop vele Anatiden kleine steilwandige kuilen maken in slikkerige bodem). Het graven met de poten is een opvallende bewegingswijze. Men ziet een dobberende zwaan hevig met de poten bewegen, zonder van plaats te veranderen. Hoe de poten precies bewegen, konden wij echter in het veld nooit uitmaken. Wel vonden wij onmiskenbare krabsporen in de kuilen.

De kuilen worden gegraven in verschillende grondsoorten. Wij vonden ze zowel in de zachte slikkerige grond van de Gelderse kust als in de harde zandgrond nabij de kliffen van Gaasterland. De doorsnede van een pas begonnen kuil bedraagt 20 á 30 cm bij een diepte van nog geen 10 cm. De grootste kuilen, die wij zagen, maten 100 á 150 cm x 40 á 50 cm bij een diepte van 20 á 25 cm. Plaatsen, waar veel zwanen voedselzoeken, worden in de loop van een winter letterlijk omgeploegd.

De flora en fauna van de ondiepe kustzee, waar de zwanen hun voedsel zoeken, is rijk en gevarieerd, zodat zonder nader onderzoek niet te zeggen is, waarvan de zwanen leven.

De begroeiing van de kustzee kunnen wij als volgt schetsen, naar de situatie bij Hoophuizen, waar de meeste van onze waarnemingen over voedselzoeken en voedsel gedaan zijn. (In hoeverre de begroeiing van de overige Zuiderzee-

kust verschilt van die van Hoophuizen, wordt later vermeld).

Op de ondiepste plaatsen groeit een dicht dek van kranswieren (Characeae), waartussen groene algen (o.a. veel Waternetje *Hydrodictyon*) en enkele planten van *Potamogeton pectinatus* voorkomen met Brede Waterpest *Elodea canadensis*, Aarvederkruid *Myriophyllum* e.a. in nog gering aantal. Bij een diepte van 40 cm, krijgt *Potamogeton pectinatus* de overhand en de Characeae verdwijnen. *Potamogeton pectinatus* vormt nu dichte pollens, waartussen de reeds genoemde andere Phanerogamen nog steeds in gering aantal voorkomen en bovendien Doorgroeid Fonteinkruid *Potamogeton perfoliatus*. Deze soort wordt talrijker als de diepte 70 cm overschrijdt. De vegetatie der beide fonteinkruidsoorten is honderden meters breed en houdt eerst op, waar de diepte van het water c. 1 m bedraagt. Bij Hoophuizen is dit ruim 1250 m uit de kust.

In de begroeide gebieden komt 's zomers een rijke fauna voor. In het bodemslik leven grote aantallen rode Chironomiden-larven en Tubifex-achtige wormen. Tussen de planten en op de bodem bevinden zich larven van muggen, herten en kokerjuffers, voorts Cladoceren (water-vlooien), mijten, wantsen (vooral *Corixa spec.*, enkele *Notonecta*), slakken (vooral Gewone Poelslak *Limnaea stagnalis* en Ovale Poelslak *L. ovata*), vissen (op de ondiepe plaatsen voornamelijk de Driedoornstekelbaars (*Gasterosteus aculeatus*), die in 1936 sterk geparasiteerd werd door karperluis *Argulus*).

's Winters is het beeld enigszins anders. Het dierenleven is veel minder rijk. De fonteinkruiden en Characeae worden tijdens de najaarsstormen losgeslagen en op de kust geworpen. Intact blijven slechts de plantjes van *Myriophyllum*.

De Characeae overwinteren, zoals bekend, in een ééncellig stadium, de fonteinkruiden overwinteren als een wijd vertakt stelsel van sappige witte wortelstokken, die tot op 30 cm diepte in verschillende "étages" in het slik liggen. Op dezelfde wijze overwintert Zannichellia *Zannichellia pedicellata*, een klein grasachtig plantje, dat op vele plaatsen aan de Friese kust een dichte vegetatie vormt. Veel minder uitgebreid zijn de wortelstelsels van *Elodea* en *Myriophyllum*.

Teneinde het voedsel van de zwanen te bepalen, stelden wij ons allereerst op verschillende plaatsen (Hoophuizen, Nulde, Kamper-Nieuwstad) door zeping van het slik op de hoogte van



Kleine Zwanen, Almere Flevoland 28 december 1990 (Arnoud B. van den Berg) *Bewick's Swan* *Cygnus bewickii*

de voedselvoorraad, die 's winters in de bodem aanwezig is. Steeds vonden wij hierbij een groot aantal rode larven van Chironomiden, af en toe een worm (zeeduizendpoot *Nereis spec.*), wantsen (vooral *Corixa spec.*), zeer geregeld de wortelstokken van *Potamogeton pectinatus*, af en toe die van *Potamogeton perfoliatus*, soms ten slotte plantjes van *Myriophyllum*. In December droegen de wortelstokken van *Potamogeton pectinatus* vaak uitkomende jonge spruiten met kleine blaadjes.

Om uit te maken welke bestanddelen van deze voedselvoorraad door de zwanen gekozen worden, verzamelden wij in December 1936 en December 1937 aan de kust nabij Hoophuizen een aantal faeces op de plaats waar een groote troep *Cygnus bewickii* rustte.

De faeces zijn grijs en bestaan uit heel fijn materiaal, waarin zeer weinig macroscopisch herkenbare resten voorkomen.

Een partij van 40 faeces uit 1936 onderzochten wij als volgt. Zes exemplaren zochten wij geheel door onder het microscoop. Daar zij zeer homogeen van samenstelling waren, onderzochten wij de overige steekproefsgewijs. Van ieder exemplaar maakten wij 4 microscopische praeparaten, die wij geheel doorzochten. Hierin vonden wij vrijwel uitsluitend goed herkenbare weefselresten van hogere planten (dus niet van

Algen en Characeae). Tot de zeer tijdrovende soortsdeterminatie van deze resten gingen wij niet over. Wel stelden wij vast, dat bladresten zeer schaars waren, en dat de aanwezige resten in hoofdzaak van langcellige weefsels, dus van stengels, wortelstokken of wortels afkomstig waren (zie figuur 2). Een enkel stukje hoornblad (*Ceratophyllum*) was gemakkelijk als zodanig te herkennen. Chitineresten waren vrijwel afwezig. Slechts een tweetal weinig aangetaste larven van een kleine muggensoort en enige overblijfsels van antennen van Chironomiden-imagines werden gevonden. Deze laatste vindt men echter sinds de Chironomiden-plagen van 1933-1936 zeer talrijk in het bodemslik van de Zuiderzee. Andere chitineresten, die kevers, wantsen en slakken (radula!) wanneer zij als voedsel opgenomen waren, stellig hadden moeten overlaten, werden niet gevonden.

Een portie van ongeveer 40 faeces, verzameld in December 1937, werd eveneens steekproefsgewijs onderzocht. De faeces bestonden wederom grotendeels uit resten van langcellige weefsels van hogere planten. Bij zeving werden nog enkele kleine stukjes van Gedoорnd Hoornblad *Ceratophyllum submersum* gevonden en een tweetal zaadjes van *Potamogeton*, waarschijnlijk *P. pectinatus*, maar Drijvend Fonteinkruid *P. natans* was niet uit te sluiten.

Het blijkt dus, dat vrijwel uitsluitend stengels, wortels of wortelstokken van hogere planten opgenomen werden. Uit hetgeen wij weten van de aanwezige voedselvoorraad, volgt daarom, dat de zwanen zich in de eerste plaats voedden met de overwinterende delen van hogere waterplanten. Soortgelijk voedsel wordt gerapporteerd door Naumann, terwijl Verthein (1935) bericht van een maag, afkomstig van de Neder-Elbe, die eveneens wortelstokken bevatte.

De soorten der voedselplanten gingen wij na door te kijken, in welke vegetatie krabkuilen voorkwamen. Voor de inventarisatie der begroeiing doorkruisten wij op vele plaatsen al wadend de kustzee. Dit geschiedde in de zomer. Vaak waren dan de zwanenkuilen van de afgelopen winter nog te vinden. Bovendien doorwaadden wij verschillende plaatsen, die wij uit de zomertijd kenden, ook in de winter (Makkum, Laaxum, Kamper Nieuwstad, Hoophuizen, Nulde). Hierbij bleek, dat de grote kuilen voornamelijk voorkwamen in de vegetatie van *Potamogeton pectinatus* (soms vermengd met *P. perfoliatus*) en in de langs de Friese kust voorkomende begroeiing van *Zannichellia pedicellata*. Of de andere, minder voorkomende Phanerogamen ook gegeten werden, konden wij niet uitmaken. In de Characeae-zône vonden wij in de regel geen, soms echter kleine kuilen, misschien "proef"-kuilen.

Jagers uit het Gaasterland verzekerden ons, dat de zwanen daar vóór de verzoeting de wortelstokken van het zeegras (*Zostera marina*) aten. Boeren uit Overijsel vertelden, dat vroeger de zwanen in tijden van hoge waterstand veel schade veroorzaakten door gaten in het grasland te krabben. Erg selectief schijnen de vogels dus niet te zijn, hetgeen ook nog blijkt uit Naumann's opgave, dat magen van *C. bewickii* knollen en wortels van zeggen, biezen en klaver bevatten.

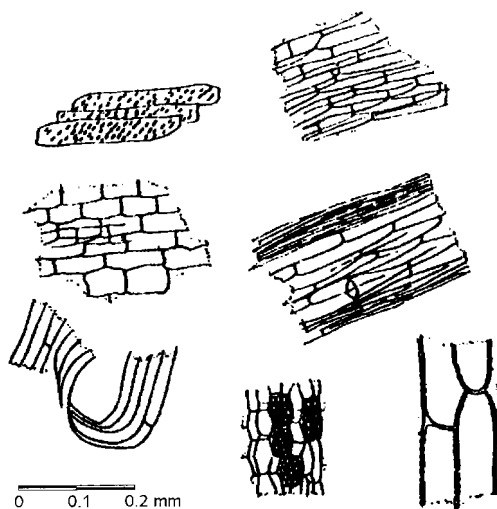
Zoals reeds gezegd, worden plaatsen, waar veel zwanen voedsel zoeken, geheel en al omgeploegd in de loop van een winter. Toch konden we in één geval van heel sterke begrazing niet constateren, dat de ondergedoken begroeiing schaarser werd. De drukst bezochte voedselplaats was in de winter van 1936/1937 Hoophuizen, waar een troep van 500 á 1200 zwanen c. 3 maanden achtereenvolgens verblijf hield en ook grotendeels voedsel zocht. Zwanenkuilen waren er talrijker dan ergens anders. Maar de vegetatie was er in de zomer van 1937 belangrijker dichter dan in 1936, hoewel er in de winter van

1935/1936 niet half zoveel zwanen kwamen voedsel zoeken als in de winter van 1936/1937. Uit deze waarnemingen mag natuurlijk niet geconcludeerd worden, dat de begroeiing op de plaatsen, waar zij veel ijler is, niet van de zwanen heeft te lijden.

Uit de hierboven beschreven voedselgewoonten zijn twee factoren af te leiden, die de verspreiding van de zwanen in de Zuiderzee zouden kunnen beïnvloeden, nl. de diepte van het water en de aanwezigheid van een ondergedoken begroeiing. Hun invloed wordt in het volgende behandeld, nadat wij eerst het voorkomen van begroeiing en zwanen hebben beschreven.

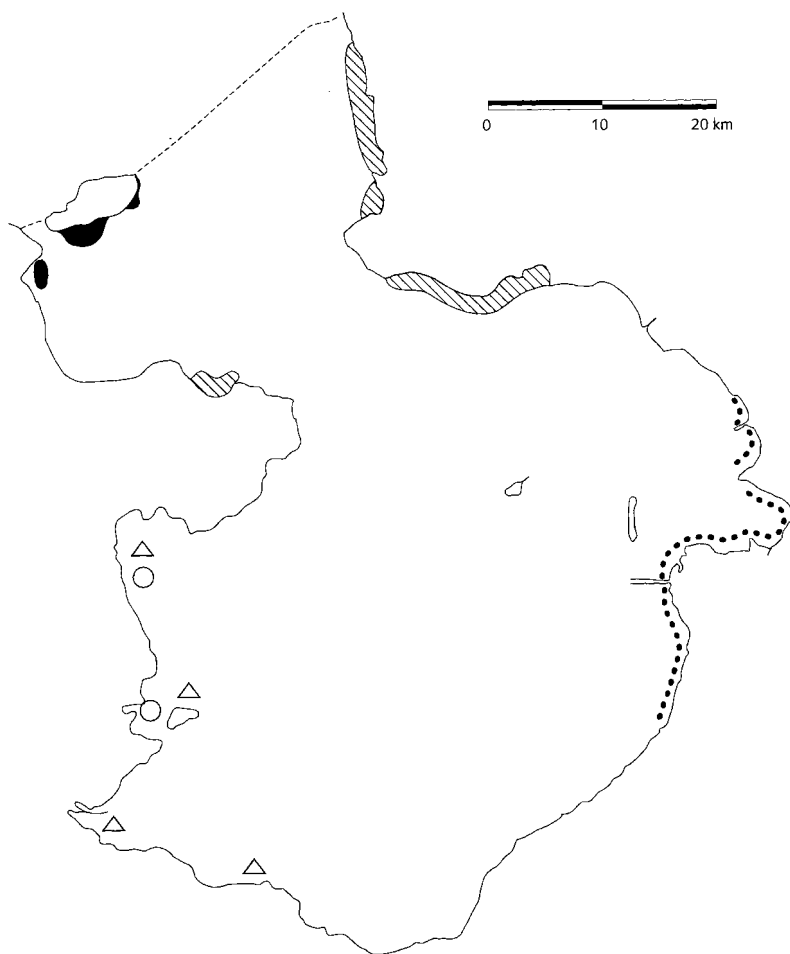
De verspreiding van de begroeiing

De verspreiding van de submerse begroeiing van de Zuiderzee is in verschillende botanische publicaties behandeld. Over de toestand van vóór de afsluiting stellen de gegevens van van Goor (1921, 1922) en van Feekes (1936) ons op de hoogte. Ten overvloede informeerden wij zomer 1936 op een tocht rond de Zuiderzee nog bij vissers en andere kustbewoners. Omdat de begroeiing economisch van belang is (vooral het zeegras: wierindustrie, fuikvisserij), kregen wij op alle plaatsen uitvoerige, gelijklopende inlichtingen. Al deze gegevens van literatuur en bevolking zijn in de kaart van figuur 3 verenigd. Wat *Potamogeton* betreft, vullen de gegevens van de bevolking de literatuuropgaven aardig



Figuur 2. Resten van plantenweefsels uit faeces van *Cygnus bewickii*. Debris of plant tissues from faeces of *Cygnus bewickii*.

Figuur 3. Verspreiding van de ondergedoken begroeiing vóór de afsluiting in 1932. *Distribution of submersed vegetation before the enclosing in 1922.* Zwart: *Zostera*-velden uit de Wieringermeer volgens Feekes. Black: *Zostera*-fields according to Feekes. Gearceerd: *Zostera*-begroeiing volgens de bevolking. Hatched: *Zostera*-vegetation according to local information. Stippellijn: *Potamogeton pectinatus*-velden volgens de bevolking. Dotted: *Potamogeton pectinatus*-fields according to local information. ○: *Zostera* (cf. van Goor). △: *Potamogeton pectinatus* (cf. van Goor).



aan. Over de begroeiing van de omgeving der IJsselmonden konden wij geen zekerheid krijgen. Het schijnt, dat ook vóór de verzoeting *Potamogeton perfoliatus* hier geregeld voorkwam, vooral benoorden het Zwolse Diep. Een uittaling van van Goor (1922, p. 52) duidt hier ook op.

Na de verzoeting onderzocht Kruseman de submerse begroeiing voor de "Subcommissie voor het Zuiderzeeonderzoek van de Ned. Bot. Ver." Daar echter voor ons doel een iets meer gedetailleerde opname, dan op de botanische tochten gemaakt werd, wel gewenst was, maakten wij in 1936 en 1937 eveneens een rondtocht om de Zuiderzee. De resultaten van onze opname worden hier in het kort weergegeven, voor zover zij van belang zijn voor onze vraag.

Een afschrift van onze notities bevindt zich in het archief van genoemde Subcommissie.

De begroeiing is beperkt tot de ondiepe zeedeelten. Nergens vonden wij een vegetatie in

water dat dieper was dan 1 m (onder normaal peil). Meestal nam de dichtheid van de begroeiing reeds bij 80-90 cm belangrijk af. Kruseman vermeldt één geval, waar *Potamogeton pectinatus* nog op een diepte van 1.25 m voorkwam.

Zoals bekend (zie figuur 1) heeft de Zuiderzee aan haar Zuid- en Oostoever verscheidene uitgestrekte ondiepten, waar minder dan 1 m water staat. Aan de Westzijde komen maar enkele van zulke gebieden voor. In overeenstemming hiermee zijn de begroeide stukken vrijwel tot de Zuid- en Oostkust beperkt.

In grote trekken is de beschrijving van de begroeiing bij Hoophuizen ook van toepassing op andere begroeide plaatsen. Soms echter, wanneer de kust niet geleidelijk afloopt, maar het water direct een diepte van 30-40 cm heeft, ontbreekt de Characeae-zône. Voorts is de dichtheid van de begroeiing van *Potamogeton pecti-*

natus plaatselijk zeer verschillend. Aan de Friese kust tenslotte treden op de ondiepste plaatsen vaak grasachtige zoden van *Zannichellia pedicellata* op. De resultaten zijn op figuur 4 in kaart gebracht. Wij verkenden van het land uit en namen de begroeiing al wadend op. De plaatsen, waar wij het water ingingen, zijn op de kaart van figuur 4 met zwarte driehoekjes aangegeven.

Bij rustig weer kan men de aanwezigheid van de fonteinkruidvegetatie zeer duidelijk zien aan de spiegelgladde plekken, die door de golf-demping van de aan de oppervlakte rakende plantjes ontstaan. Staat men hoog, dan ziet men bovendien de vegetatie zeer duidelijk doorschineren. Deze twee kenmerken stelden ons in staat een groot gedeelte van de Noordhollandse kust van af de dijk op de aanwezigheid van fonteinkruidvelden te controleren. Op onze tocht sloegen wij het Kampereiland, Urk, Schokland en Marken over. Uit de gegevens van Kruseman weten wij, dat het Kampereiland in 1936 zeer ijl begroeid was, Schokland een klein *Potamogeton*-veld had en Urk onbegroeid was.

Het voorkomen der zwanen

Wat het verspreidingsgebied der zwanen vóór de afsluiting van de Zuiderzee betreft, beschikken wij over de gegevens van ten Kate (1930) aangaande de kuststrook Elburg-Vollenhove. Deze vulden wij aan, door op onze rondtochten 1935-1937 overal bij de bevolking te informeren naar het voorkomen van de zwanen, vroeger en thans. De resultaten zijn verenigd in figuur 1. Wij gingen bij deze enquête zo voorzichtig mogelijk te werk en lieten bij het ondervragen nooit onze eigen vermoedens merken. Over het algemeen kregen wij uit een zelfde streek zeer gelijklopende berichten.

Van vele zijden werd ons verzekerd, dat de zwanen zelden in volle zee komen en meestal de kust houden. Vóór de verzoeting waren ze vrijwel beperkt tot de gebieden Laaxum - Tacozijl en Blankenham-Elburg. Ten Kate (1930) vestigde er voor het eerst de aandacht op, dat de in het laatste gebied overwinterende zwanen voor de overgrote meerderheid tot de soort *Cygnus bewickii* Yarr. behoren. De vraag doet zich voor, of dit ook voor het gebied Laaxum-Tacozijl geldt. Eigen waarnemingen van vóór de verzoeting hebben wij niet. Uit de beschrijvingen van jagers meenden wij op te maken, dat het ook hier *Cygnus bewickii* gold.

Sinds de verzoeting hebben de zwanen hun gebied sterk uitgebreid. Tussen 1932 en 1936 zijn zij verschenen op alle grote ondiepten, naar de bevolking ons vertelde. Tegelijkertijd zijn ze in één van hun oorspronkelijke gebieden, nl. de omgeving van het Kampereiland, naar Ten Kate (1938) meedeelt, minder talrijk geworden.

Ter controle van de gegevens van de bevolking maakten wij in de winters 1935-'36, 1936-'37 en 1937-'38 verschillende tochten langs de Zuiderzee. Wij vonden deze gegevens steeds bevestigd. Tijdens één der tochten, waarbij ook in volle zee werd geteld, en wel met negatief resultaat.

Bij alle zwanentellingen, die wij hielden, stelden wij nauwkeurig vast, welke delen van de kust wij overzagen en welke niet. Midden in de winter liepen onze tellingen over enkele opeenvolgende dagen. De gevonden aantallen kunnen daardoor nogal afwijken van het werkelijk aanwezige aantal, want de zwanen zijn soms tamelijk bewegelijk. Men mag echter wel zonder enig voorbehoud uit de tellingen concluderen, waar de zwanen geregeld verblijven en waar niet.

Bij onze tellingen konden wij vele malen de soort der zwanen vaststellen met hulp van een 20 x telescoop. Steeds vonden wij de opgaven van ten Kate en berichtgevers bevestigd, dat het overgrote deel der overwinteraars op de Zuiderzee tot de soort *Cygnus bewickii* Yarr. behoorde. Tellen wij alle zwanen, die wij op onze verschillende tochten op de soort konden herkennen, bij elkaar, dan hebben onze waarnemingen betrekking op meer dan 6000 *Cygnus bewickii* tegenover 21 *Cygnus cygnus* en enige 10-tallen *Cygnus olor*, van deze laatste soort waren er enkele uit gevangenschap ontsnapt, te oordelen naar de leren halsring. De soort *Cygnus cygnus* werd herkend aan het snavelpatroon en aan de dunne lange hals. Tussen *C. bewickii* valt hij trouwens al door zijn iets grotere afmetingen spoedig op.

De algemene gang van het voorkomen was geheel de zelfde als ten Kate (1930, 1936) aangeeft. Zo arriveerden bv. in 1936 de eerste zwanen in begin October. Hun aantal nam toe in de loop van de volgende maanden, bleef daarna ongeveer het zelfde tot een vorstperiode in Januari, waarna het sterk afgenomen was. Eind Februari waren er enige tijd wat meer zwanen aanwezig om tegen Maart weer te verdwijnen. In dit verband is de beschrijving van Ussher en Warren van het voorkomen in Ierland van be-

lang. De soort komt hier meest eerst in December (enkelen in October). Bij strenge vorst, wanneer bij ons de kleine zwanen vertrekken, worden ze in Ierland talrijk.

In de winter van 1936/1937 viel het ons op, dat er in de loop van het najaar onder de zwanen van de Zuiderzee een duidelijk Zuidwaarts gerichte opschuiving plaats vond. Zo noteerden wij voor de trajecten:

Afsluitdijk-Mirns:	Nulde-Hoophuizen:
1 Nov.: 1306 ex.	15 Nov.: 950 ex.
29 Nov.: 845 ex.	11 Dec.: 1120 ex.
10 Dec.: 450 ex.	28 Dec.: 2040 ex.
29 Dec.: 300 ex.	

Zoals uit de tellingskaarten blijkt, leven de zwa-

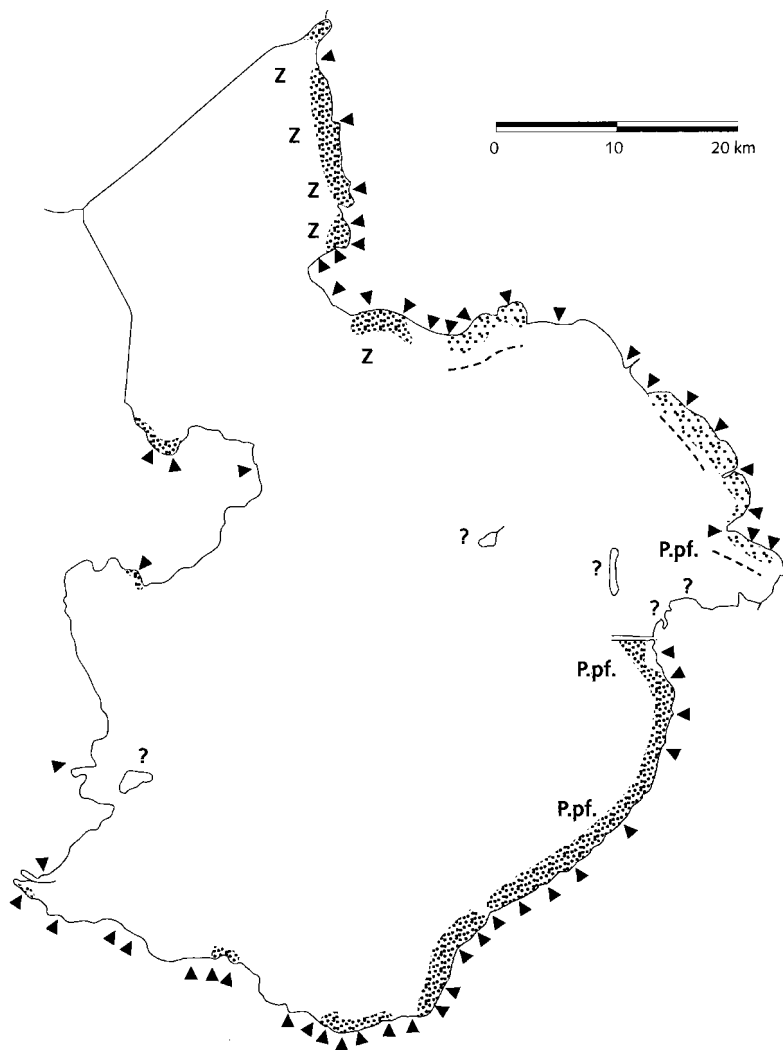
nen in troepen van uiteenlopende grootte. De grotere troepen zijn samengesteld uit een aantal families (2 ouden met 1-5 jongen) en uit vrij veel losse witte vogels, vermoedelijk één jaar oude en kinderloze oudere exemplaren.

Verband tussen de verspreiding der begroeiing en het voorkomen der zwanen

Uit de voedselgewoonten leidden wij twee verspreidingsfactoren af: de diepte van het water, die minder dan 1 m en liefst 0.20-0.60 m moet bedragen en de verspreiding der ondergedoken begroeiing.

De diepte van het water is aangegeven op figuur 1, de verspreiding van de ondergedoken begroeiing vóór en na de verzoeting op figuur 3

Figuur 4. Verspreiding der ondergedoken begroeiing in 1936. *Distribution of submersed vegetation in 1936.* ? = Door ons niet opgenomen, zie de tekst. *Not visited by us. Explained in Dutch text;* ▼ = Plaats, waar wij het water ingingen. *Place, where we examined vegetation by walking into the water.* (The method by which the other places were examined, is mentioned in the Dutch text.); Z = *Zannichellia* talrijk. *Zannichellia abundant.* P.p.f. = *Potamogeton perfoliatus* overheersend. *Potamogeton perfoliatus dominant;* = Smal veld van *Potamogeton pectinatus*. *Narrow field of Potamogeton pectinatus;* ::::: = Breed en dicht veld van *Potamogeton pectinatus*. *Vegetation of Potamogeton pectinatus wide and dense;* ::::: = Breed, maar ijl veld van *Potamogeton pectinatus*. *Vegetation of Potamogeton pectinatus wide, but scanty.*



en 4. Gaan wij aan de hand van deze kaarten de invloed van de twee factoren op de verspreiding der zwanen na, dan blijkt, dat een beperkende invloed van de diepte in de tegenwoordige Zuiderzee nergens is waar te nemen, doordat de begroeiing zelf in het algemeen ook begrensd wordt door de lijn van 1 m diepte. Het is mogelijk, dat een dergelijke invloed wel te zien was in de voormalige Zuiderzee, waar de *Zostera*-vegetatie tot 3 à 4 m onder de laagwaterlijn voorkwam (Van Goor, 1921).

De verspreiding der ondergedoken begroeiing heeft een duidelijke invloed gehad in het deel der Zuiderzee bezuiden de lijn Enkhuizen-Slavoren. De twee zwanengebieden van vóór de verzoeting vallen samen met de belangrijkste zeegras en fonteinkruidevelden. De uitbreiding van het begroeide gebied is op de voet gevolgd door de uitbreiding van de winterkwartieren der zwanen.

Benoorden de lijn Enkhuizen-Slavoren moet echter in de voormalige Zuiderzee een andere factor in het spel geweest zijn, die de zwanen weghield. De begroeiing was een overvloedige *Zostera*-vegetatie, maar toch kwamen er eerst na de afsluiting zwanen.

Wat hier als beperkende factor optrad, is achteraf moeilijk uit te maken. Dit gebied stond als typisch deel van de Waddenzee meer onder invloed van de Noordzee dan de eigenlijke kom van de Zuiderzee. Wij hebben wel gedacht aan een invloed van sterkere golfslag, die bij de zwemmende manier van voedselzoeken storend kon werken. De Zuidfriesse kust, waar altijd veel zwanen zijn geweest, heeft echter een vrij sterke branding.

Het zou ook mogelijk zijn, dat het grotere verschil tussen eb en vloed een invloed had. Daar de *Zostera*-begroeiing volgens Feekes' en van Goor's gegevens iets boven de laagwaterlijn begon, zou bij een groot verschil tussen eb en vloed het voedsel te korte tijd per dag bereikbaar kunnen zijn. Voor de voormalige Zuiderzee wordt opgegeven:

Gemiddeld verschil tussen eb en vloed:

Harlingen	1.31 m
Hindeloopen	0.60 m
Medemblik	0.65 m
Slavoren	0.49 m
Enkhuizen	0.32 m
Lemmer	0.24 m

Schokland	0.26 m
Elburg	0.38 m
Nijkerkerhaven	0.49 m
Muiderberg	0.34 m
Hoorn	0.34 m

Voor Hindeloopen en voor Medemblik was de vegetatie dus hoogstens omstreeks hoogwater slecht bereikbaar voor de zwanen. Dat het grotere verschil tussen eb en vloed het voedselverzamelen onmogelijk maakte, is dus niet erg waarschijnlijk.

Ten slotte blijft de mogelijkheid over, dat het hogere zoutgehalte van het water (zie bv. Redeke 1922) de zwanen heeft afgeschrikt.

Het blijkt dus, dat de voedselgebieden voor *Cygnus bewickii* sinds de verzoeting belangrijk uitgebreid zijn in de Zuiderzee. Als de *Potamogeton*-vegetatie stand houdt, zal dit wel zo blijven.

Of het totale aantal der zwanen ook toegenomen is nu de voedselcondities gunstiger zijn geworden, weten wij niet. Weliswaar hebben de dieren hun verspreidingsgebied uitgebreid, maar we zagen reeds, dat ze in één van hun oude gebieden, nl. de omgeving van het Kamper-eiland, beslist minder talrijk zijn geworden dan vroeger. Wij kunnen in dit verband nog de totale aantallen noemen, die wij op onze rondtochten vonden: Januari 1936: ruim 3180, November 1936: c. 2200, November 1937: 1800 à 2000 (van jagerszijde zijn getallen genoemd, die stellig te hoog zijn: "tienduizenden" cf. De Ned. Jager 43, p. 456); "tienduizenden voor Oude Mirdum" cf. Nieuwsblad van Friesland, 16 Mrt. 1938).

Betekenis van de ondergedoken begroeiing voor enige andere vogelsoorten

Enkele losse gegevens over de betrekkingen van andere vogelsoorten met de ondergedoken begroeiing volgen hier.

Zeegraswortels werden in de voormalige Zuiderzee behalve door zwanen ook door Rotgansen *Branta bernicla* (L.), gegeten. In tegenstelling met de zwanen zoeken deze hun voedsel ook, wanneer het terrein drooggevalen is. Dr Verwey vernam van jagerszijde, dat zij hele planten met de snavel uitrukken en dan de groene delen er af bijten en laten vallen. Uit Ten Kate's (1936) beschrijving van het voorkomen van de Rotgansen in de voormalige Zuiderzee



Kleine Zwanen (Bert Bos) *Bewick's Swan* *Cygnus bewickii*

blijkt, dat de soort juist op die zeegrasvelden voorkwam, waar de Kleine Zwaan niet kwam, nl. in het Friese bekken en wel aan de Oostkust noordwaarts vanaf Hindeloopen en aan de Westkust noordwaarts vanaf de gronden bezuiden Wieringen. Waarom de Rotgans niet op de zeegrasvelden van de "kom" voorkwam, weten wij niet.

Sinds de Veluwekust begroeid is zijn verschillende zwemeenden (vooral Wilde Eend *Anas platyrhynchos*, Zomertaling *Anas querquedula*, Wintertaling *Anas crecca* en Slobeend *Anas clypeata*) hier gedurende de nazomer en herfst in aantal toegenomen. Van deze vier soorten konden wij zien, dat ze zich met *Potamogeton*-bladen en -stengels, *Elodea*-bladeren en -stengels en groene algen voedden, terwijl *Anas querquedula* ook *Chara*-stengels nam in één geval. Ten Kate (1938) vermeldde, dat de eendenkooi van Kamper-Nieuwstad sinds 1935 in de herfstmaanden grotere vangsten van *Anas platyrhynchos* maakte dan voorheen. De heer L. Olthuis, jachtopziener, vertelde ons, dat beoosten Harderwijk de Wilde Eend sinds 1936 veel algemener broedt dan vroeger.

Groningen/s-Gravenhage, Januari 1939.

Literatuur

- Feekes W. 1936: De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. Ned. Kruidk. Archief 46, p. 1.
- van Goor A. C. J. 1921: Die *Zostera*-Assoziation des holhädischen Wattenmeeres. Rec. trav. bot. neerl. 18, p. 103.
- 1922: De Halophyten en de submerse Phanerogamen. Flora en Fauna der Zuiderzee. Den Helder, p. 47.
- Kate C. G. B. ten 1930: Over de talrijkheid van *Cygnus b. bewickii* Yarr. in den winter langs de Oostkust van de Zuiderzee. Orgaan Cl. N. Vogelk. 2: 187.
- 1936: De Vogels van het Zuiderzeegebied. Flora en Fauna der Zuiderzee. Suppl. Den Helder.
- 1938: De Vogels van het Zuiderzeegebied, le Aanvulling, uitg. Club v. Zuiderzeewaarnemers (niet in den handel).
- Kruseman jr. G. 1933-1934: Correspondentieblad Zuiderzeeonderzoek Ned. Bot. Ver. 3: 17, 58 (niet in den handel).
- Naumann J. (sine anno): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas IX: 256, 264. Gera.
- Redeke H. C. 1922 *In* Flora en Fauna der Zuiderzee. Den Helder.
- Ussher R. J. & Warren R. 1900: The Birds of Ireland. Londen.
- Verthein J. 1935: Zwergschwäne (*Cygnus bewickii*) auf der Elbe unterhalb Hamburgs. Orn. Monatsber. 43: 48.

Feeding-habits and some of the factors influencing the distribution of Swans, *Cygnus b. bewickii* Yarr., hibernating in the Zuiderzee

N.b. The original version of this paper was published in *Limosa* 12: 1-18, 1939.

Besides Ireland the Zuiderzee in the Netherlands is one of the most important hibernating places of Bewick's Swans (*cf.* Ten Kate 1930). In the winters of 1936-1937 and 1937-1938 their number fluctuated between 1800 and 3200. The distribution of the swans in the Zuiderzee has changed since part of it was enclosed in 1932. The changes in the distribution are represented in the map of Fig. 1, which is based on information, collected from fishermen, farmers, hunters and ornithologists. Since 1935-1936 this information has been checked by censuses by the authors and their collaborators.

To explain the causes of the changes the feeding-habits of Bewick's Swans are described. The animals feed swimming in shallow water (of 0.2-0.6 m, sometimes up to 1 m depth). They make excavations with their feet (and perhaps with their bills) in the sand and

clay bottom. Here they attain the roots of different aquatic plants (at present chiefly rhizoms of *Potamogeton pectinatus* and *Zanichellia pedicellata*; in the former Zuiderzee also rhizoms of *Zostera marina*) by dipping their heads and long necks into the water or by grovelling. The composition of the food was studied by microscopic analysis of faeces.

Two factors of distribution can be deduced from the feeding-habits: (1) The distribution of the food-plants, (2) The depth of the water, which may not exceed 1 m. The maps of Fig. 3 and 4, representing the distribution of vegetation before and after desalination, when compared with Fig. 1, show the great parallelism between the distribution of the swans and of the vegetation in the part of the Zuiderzee south of the line Enkhuizen-Stavoren (Fig. 1).

The influence of the depth of the water is not shown in the present Zuiderzee, as the vegetation does not exceed the 1 m isobath. In the northern part of the Zuiderzee, a third factor, as yet unknown to us, may have had some influence. Although *Zostera*-vegetation was abundant no swans were found in these parts before the Zuiderzee was shut off.

