

Bert Hidding, Bart Nolet & Froukje Rienks

Seizoenstiming bepalend voor concurrentie Kleine zwanen en Knobbelzwanen

Het Lauwersmeer trekt al sinds eind jaren zeventig van de vorige eeuw grote aantallen Kleine zwanen aan op hun najaarstrek, vanwege de hoge dichtheid aan knolletjes van het Schedefonteinkruid, die hier in de herfst in de waterbodem te vinden zijn. De knolletjes zijn rijk aan zetmeel en vormen dus een uitstekende brandstof voor de migratie van de Kleine zwanen. Recenter is de toename van

Knobbelzwanen die vooral in de zomer in groten getale ruïen in het meer. Knobbelzwanen, en de eveneens aanwezige Meerkoeten en Wilde eenden, eten vooral bovengrondse plantendelen. Hoewel de twee zwanensoorten nauwelijks tegelijkertijd in het Lauwersmeer zitten, dringt de vraag zich op of Kleine zwanen met Knobbelzwanen en andere zomervogels concurreren om voedsel.

Foto 1. Schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*) in juli binnen een exclusure in het Lauwersmeer (foto: Bert Hidding, NIOO-KNAW).

Tijdens de jaarcyclus van Schedefonteinkruid (naar Van Wijk) komen verschillende herbivore watervogels langs om te grazen. In de lente en de zomer zijn dat onder andere ook veel Knobbelzwanen (niet afgebeeld).

Het Lauwersmeer is rijk aan watervogels en één van de belangrijke redenen hiervoor is, direct of indirect, de aanwezigheid van waterplanten. In de waterplantengemeenschap van het Lauwersmeer is vooral Schedefonteinkruid (*Potamogeton pectinatus*, foto 1) zeer sterk vertegenwoordigd. In het troebele voedselrijke water kunnen deze planten gedijen, omdat hun bladeren aan het wateroppervlak drijven in tegenstelling tot veel bodembedekkers, zoals kranswieren (*Chara* spp.) en nimfkruid (*Najas* spp.). Schedefonteinkruid koloniseerde het Lauwersmeer al binnen een paar jaar na het ontstaan van het zoetwaterbekken door de aanleg van de dam bij Lauwersoog, nu veertig jaar geleden. Spoedig

daarna kwamen de eerste Kleine zwanen (*Cygnus bewickii*, foto 2) foerageren op de wortelknolletjes van fonteinkruid. De dieren bezoeken het Lauwersmeer op hun herfstmigratie van de Russische toendra naar de Lage Landen en de Britse eilanden. Veel recenter is de sterke toename van ruide Knobbelzwanen (*Cygnus olor*) in het Lauwersmeer in de zomer. Ook zij eten fonteinkruid, maar omdat ze vooral het Lauwersmeer bevolken in de zomer eten Knobbelzwanen voornamelijk groene plantendelen die tot het wateroppervlak reiken. Ook Wilde eenden (*Anas platyrhynchos*) en Meerkoeten (*Fulica atra*) eten gedurende dezelfde tijd nogal wat bovengrondse biomassa van schedefonteinkruid. Kleine zwanen kunnen in de herfst enorme hoeveelheden fonteinkruidknollen opeten, tot wel 80% van het aanbod (Nolet et al., 2006). Dit heeft echter weinig gevolgen voor de hoeveelheid knolletjes een jaar later, omdat dit verlies grotendeels wordt gecompenseerd door hergroei in voorjaar en zomer (Nolet, 2004; Hidding et al., 2009a). In een enclosure-studie van het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW) waarin we vier jaar lang proefvakken afschermden tegen Kleine zwanen in de herfst (foto 3) bleek dat de plantenbiomassa binnen deze vakken in de zomer weinig verschilde van vakken waar zwanen wél gevoerageerd hadden. Het geheim voor deze sterke hergroei is dat foerageren op fonteinkruidknolletjes een intensieve bezigheid is; arbeid loont alleen als het voldoende energie oplevert. Om het voedsel te bemachtigen trappelen de zwanen en maken zo kuilen in de waterbodem. Hieruit pikken ze de knolletjes al grondelend op. De knollen zitten vaak vrij diep, tot zo'n 30 cm onder het bodemoppervlak. Deze diepe plaatsing beschermt de knolletjes zowel tegen even-



Foto 2. Kleine zwanen in het Lauwersmeer. De linker grondelt naar knolletjes; de rechter trappelt een kuil (foto: Roef Mulder, NIOO-KNAW).

tuele fluctuerende waterstanden als tegen grondelende zwanen, die zodoende de diepere knolletjes moeilijker kunnen bereiken (Santamaría & Rodríguez-Girones, 2002; Hidding et al., 2009b). Daarnaast is de ruimtelijke verdeling van knolletjes in het horizontale vlak sterk heterogeen (Klaassen & Nolet, 2008): op korte afstand kunnen voedseldichtheden sterk verschillen. Dit betekent dat een trappelactie niet altijd wordt beloond.

Diepe ligging van knolletjes en heterogeniteit dragen ertoe bij dat de zwanen lang niet al het voedsel kunnen bemachtigen. Hoewel het aanbod in het najaar sterk varieert van jaar tot jaar ($30,3 \text{ g m}^{-2} \pm 14,1 \text{ SD}$, waarbij SD de standaarddeviatie is, een maat voor spreiding rond het gemiddelde), is de dichtheid waarop zwanen knolletjes achterlaten tamelijk constant op gemiddeld $13,3 \text{ g m}^{-2} \pm 3,9 \text{ SD}$ (Nolet et al., 2006). Beneden deze dichtheid valt de opbrengst voor Kleine zwanen onder de opbrengst die ze op de omringende bietenakkers kunnen halen. Een deel van de vogels schakelt dan over op bietenkopen. Andere Kleine zwanen trekken door naar de Veluwerandmeren waar kranswieren op het menu staan. Gevolg is dat er altijd fonteinkruidknolletjes overblijven. Doordat de uit deze overgebleven knolle-

tjes ontspruitende planten in het voorjaar minder concurrentie ondervinden dan in een onbegraasde situatie, kan de hergroei geheel compenseren voor het verlies van knolletjes door de Kleine zwanen. Het vermogen van fonteinkruid om binnen een groeiseizoen talloze nieuwe scheuten te produceren en daarmee opnieuw een veelheid aan knolletjes zorgt ervoor dat Kleine zwanen hun voedselbron onbedoeld 'duurzaam' exploiteren (Nolet, 2004). Sterke hergroei treedt echter niet op als watervogels op fonteinkruid foerageren in de zomer. Grote groepen Knobbelzwanen, Wilde eenden, Meerkoeten, Wintertalingen (*Anas crecca*) en Krakeenden (*Anas strepera*) doen 's zomers het Lauwersmeer aan. In onze enclosure-studie (foto 3) troffen we ieder jaar veel meer plantenbiomassa binnen zomerkoöien aan dan er buiten. Ook de knolletjesdichtheden aan het einde van het groeiseizoen waren veel hoger in proefvakken die in de zomer afgesloten waren geweest, dan in open vakken (fig. 1). Groen plantenmateriaal legt energie uit zonlicht vast in biomassa. Als er minder groene delen zijn, kan er minder zetmeel in de vorm van knolletjes worden vastgelegd. Daarnaast kan uitdunning van de plantenvegetatie door watervogels negatieve gevolgen hebben voor de planten die niet opgegeten worden. Een dichte waterplantenvegetatie werkt namelijk zelf-stabiliserend, omdat de werking van wind en water gebufferd wordt (Bouma et al., 2005). Bij het verwijderen van plantenmateriaal neemt de stress voor de overgebleven planten mogelijk toe, doordat ze gevoeliger zijn geworden voor wind en golfslag.

Voedselbeschikbaarheid

Herbivore watervogels in de zomer hebben een duidelijk negatieve invloed op de voedselbeschikbaarheid voor Kleine zwanen, maar andersom hebben de Kleine zwanen een zeer beperkt effect op de groene waterplantenbiomassa en daarmee op plantentende watervogels in de zomer. Hoe groot de negatieve invloed van Knobbelzwanen en andere watervogels op de kleine zwanenpopulatie is, is nog niet geheel duidelijk. Aan de ene kant lijken de Kleine zwanen wel een voorkeur voor fonteinkruid te hebben ten opzichte van bietenkopen. Knolletjes van fonteinkruid bevatten net als bietenkopen veel energie, maar daarnaast ook eiwit en onverzadigde vetzuren; en het foerageren op het water kan als veiliger worden ervaren (Nolet et al., 2002). Aan

Fig. 1. De hoeveelheid knolletjes verschilt tussen de behandelingen, voordat de Kleine zwanen arriveren tijdens hun herfstmigratie. Behandelingen: c = controlevak, w = winter enclosure, z = zomer enclosure en w + z = een combinatie van de beide behandelingen. Het gaat om gemiddelden over vier jaar van 2004, één jaar na het begin van de proef, tot en met 2007. De foutbalken geven standaardfouten weer.

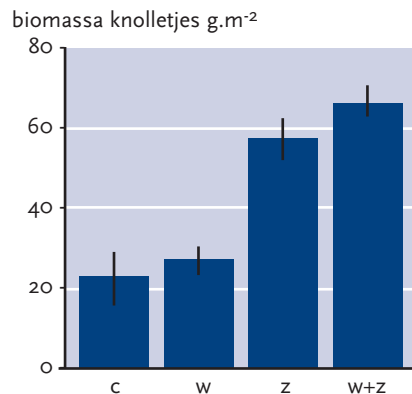




Foto 3. In een vierjarige enclosure-studie in het Lauwersmeer werden acht proefvlakken elk in vieren gedeeld. Elk 'kwart' kreeg een andere experimentele behandeling (Hidding et al., 2009a). Eén controlevak was altijd open, een winterenclosure was een vak afgedekt met gaas van september tot maart; een zomerenclosure was een kooi van maart tot september en een permanente enclosure bestond uit een combinatie van zomer- en winterbehandelingen. De enclosure op de foto beschermt in de zomer twee vakken, de permanente en de zomerenclosure, tegen plantenetende watervogels (foto: Bert Hidding, NIOO-KNAW).

de andere kant blijken Kleine zwanen zich aan te kunnen passen aan andere habitats, zoals akkers. Ook kranswieren die uitbundig voorkomen in het Veluwemeer vormen een geschikte voedselbron in de herfst. Ondanks deze flexibiliteit van de Kleine zwaan wat betreft voedselkeuze is het waarschijnlijk dat de aanwezigheid van zomergrazers, met name Knobbelzwanen, het aantal en de verblijfsduur van Kleine zwanen in het Lauwersmeer in de herfst vermindert. Het natuurbeheer in het Lauwersmeer richt zich op de witte herfstgast, maar diens habitatkeuze kan dus sterk beïnvloed worden door begrazing in andere perioden van het jaar.

Literatuur

Bouma, T.J., M.B. de Vries, E. Low, G. Peralta, C. Tanczos, J. van de Koppel & P.M.J. Herman, 2005. Trade-offs related to ecosystem engineering: a case study on stiffness of emerging macrophytes. *Ecology* 86: 2187–2199.

Hidding, B., B.A. Nolet, T. de Boer, P. de Vries & M. Klaassen, 2009a. Compensatory growth in an aquatic plant mediates exploitative competition between seasonally tied herbivores.

Ecology 90: 1891–1899.

Hidding, B., B.A. Nolet, M.R. van Eerden, M. Guillemain & M. Klaassen, 2009b. Changing hiding patterns in Fennel pondweed tubers (*Potamogeton pectinatus*) in relation to predation by Bewick's swans. *Aquatic Botany* 91: 321–327.

Klaassen, R.H.G. & B.A. Nolet, 2008. Persistence of spatial variance and spatial pattern in the abundance of a submerged plant. *Ecology* 89: 2973–2979.

Nolet, B.A., 2004. Overcompensation and grazing optimisation in a swan-pondweed system? *Freshwater Biology* 49: 1391–1399.

Nolet, B.A., R.M. Bevan, M. Klaassen, O. Langevoord & Y.G.J.T. van der Heijden, 2002. Habitat switching by Bewick's swans: maximization of average long-term energy gain? *Journal of Animal Ecology* 71: 979–993.

Nolet, B.A., A. Gyimesi & R.H.G. Klaassen, 2006. Prediction of bird-day carrying capacity on a staging site: a test of depletion models. *Journal of Animal Ecology* 75: 1285–1292.

Santamaría, L. & M.A. Rodríguez-Girones, 2002. Hiding from swans: optimal burial depth of sago pondweed tubers foraged by Bewick's swans. *Journal of Ecology* 90: 303–315.

Summary

Seasonal timing crucial in competition between Bewick's swan and Mute swan

The shallow lake Lauwersmeer is an important stop-over site for migrating Bewick's swans (*Cygnus bewickii*), which feed there on below-ground tubers of Fennel pondweed (*Potamogeton pectinatus*) in autumn. In summer Fennel pondweed is foraged upon by numerous other waterfowl such as Mute swans (*Cygnus olor*), Mallards, and Coots. In an enclosure study we observed that Bewick's swan foraging reduces the tuber bank substantially, but that losses are compensated through regrowth of the remaining tubers in spring. As a result, there is little effect of Bewick's swans on aboveground biomass in the next summer and consecutive tuber biomass in autumn. On the other hand, summer herbivores have a strong effect on *P. pectinatus* biomass and reduce the tuber availability to Bewick's swans considerably. Although Bewick's swans may find alternative (agricultural) sources of food, we conclude that habitat use of Bewick's swans may be affected by activities of animals in other seasons.

dr. B. Hidding, dr. B.A. Nolet & ir. F. Rienks
NIOO-KNAW
Postbus 1299
3600 BG Maarssen
b.nolet@nioo.knaw.nl
www.nioo.knaw.nl