

● REDACTIE: Dr C. EIJKMAN, Dr C. G. B.
TEN KATE (Secretaris, Kampen, IJsselkade 20) en Tsj. Gs. DE VRIES

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

(14e Publicatie van de „Club van Zuiderzeewaarnemers”)

(met 8 tekstfiguren)

Gegevens, bijeengebracht door

G. A. BROUWER en L. TINBERGEN.

(With a Summary in English)

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 en 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 (fig. 1, H). 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 → Z.W., 30 → Z.W., invallend
29 Dec.: 28 + 10 → Z.W.

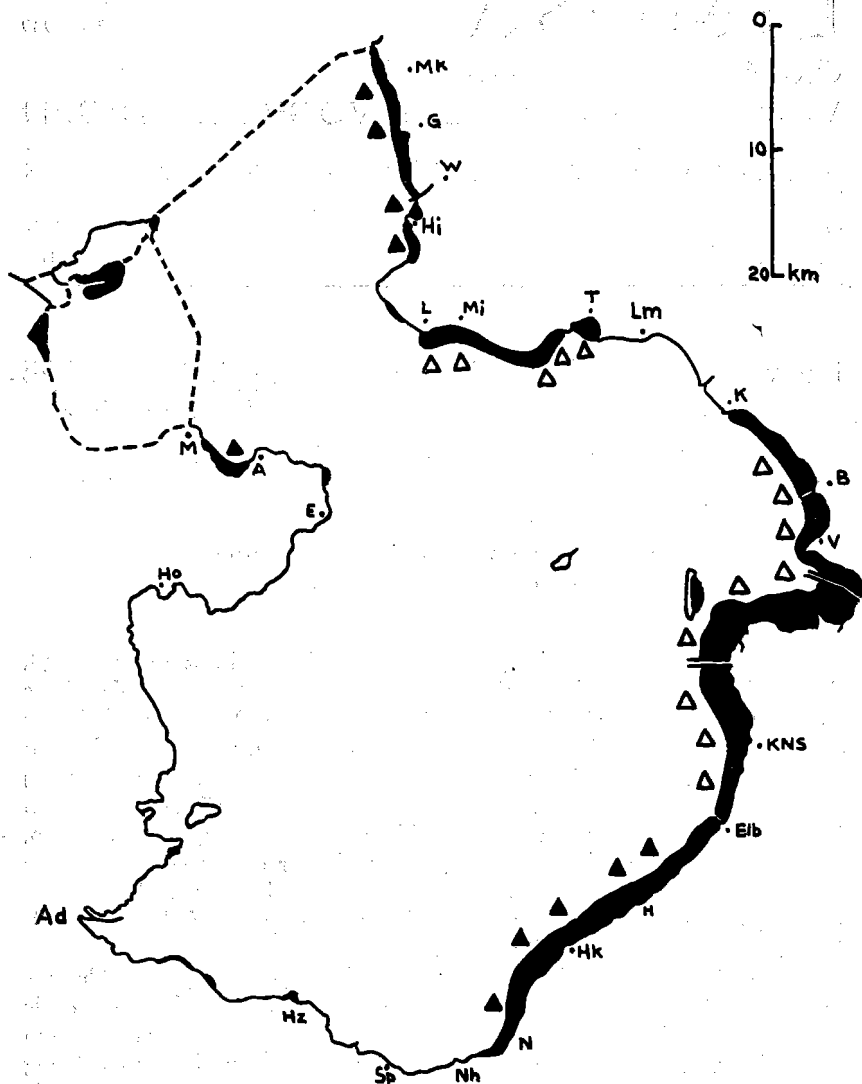


Fig. 1. Verspreiding der zwanen vóór en na de verzoeting, volgens mededeling van de bevolking.

Distribution of swans before and after desalination, according to local information.

Zwart: Gebieden met minder dan 1 m water.

In black: Areas where the depth is less than 1 m.

▲ Zwanen eerst sinds 1932—1936 geregeld verschenen.
Swans have appeared since 1932—1936.

△ Zwanen zijn altijd talrijk geweest.
Swans have always been abundant.

A = Andijk	H = Hoophuizen	KNS = Kamper-Nieuwstad	N = Nulde
Ad = Amsterdam	Hi = Hindeloopen	L = Laaxum	Nh = Nijkerkerhaven
B = Blokzijl	Hk = Harderwijk	Lm = Lemmer	Sp = Spakenburg
E = Enkhuizen	Ho = Hoorn	M = Medemblik	T = Tacozijl
Elb = Elburg	Hu = Huizen	Mi = Mirns	V = Vollenhove
G = Gaast	K = Kuinre	Mk = Makkum	W = Workum

- 1930: 3 waarnemingsdagen, negatief
 1931: 3 waarnemingsdagen, slechts 30 Dec.: 4 → Z.W.
 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 ondiepe oeverzône onbegroeid. In 1934 was hier voor het eerst een dichte begroeiing van waterplanten, in hoofdzaak *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 geschikter 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 waarnemingsomstandigheden (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. Schuyl, J. E. Sluiters en B. 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 voedsel zoeken 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 geelgesnavelde 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 zwemmend, in ondiep water. De grootste diepte, waarop wij zwanen zagen voedsel zoeken, 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 *). 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 krabsproten 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 à 30 cm bij een diepte van nog geen 10 cm. De grootste kuilen, die wij zagen, maten 100 à 150 cm $\times$ 40 à 50 cm bij een diepte van 20 à 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 Zuiderzeekust verschilt van die van Hoophuizen, wordt vermeld op p. 7—9).

Op de ondiepste plaatsen groeit een dicht dek van kranswieren (Characeae), waartussen groene algen (o.a. veel *Hydrodictyon*) en enkele planten van *Potamogeton pectinatus* voorkomen met *Elodea canadensis*, *Myriophyllum* e.a. in nog geringer aantal. Bij een diepte van 40 cm krijgt *Potamogeton pectinatus* de overhand en de Characeae verdwijnen. *Potamogeton pectinatus* vormt nu dichte pollen, waartussen de reeds genoemde andere Phanerogamen nog steeds in gering aantal voorkomen en bovendien *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 ca. 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, haften en kokerjuffers, voorts Cladoceren, mijten, wantsen (vooral *Corixa* spec., enkele *Notonecta*), slakken (vooral *Limnaea stagnalis* en *L. ovata*), vissen (op de ondiepe plaatsen voornamelijk de driedoornstekelbaars (*Gasterosteus aculeatus*), die in 1936 sterk geparasiteerd werd door *Argulus*).

*) Dit laatste is de manier, waarop vele Anatiden kleine steilwandige kuilen maken in slikkerige bodem.

'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 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 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 (*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 fig. 2). Een enkel stukje hoornblad (*Ceratophyllum*) was gemakkelijk als zodanig te herkennen. Chitineresten waren vrijwel afwezig. Slechts een tweetal weinig aangetaste larven van

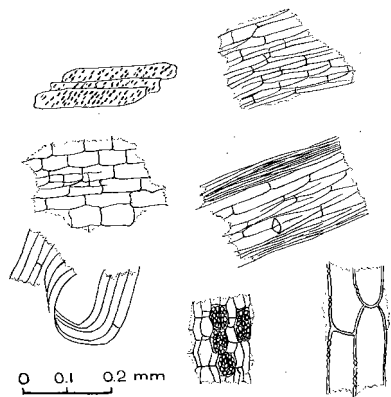


Fig. 2. Resten van plantenweefsels uit faeces van *Cygnus bewickii*.

Débris of plant tissues from faeces of *Cygnus bewickii*.

een kleine muggensoort en enige overblijfsels van antennen van ♂♂ Chironomiden-imagines werden gevonden. Deze laatste vindt men echter sinds de Chironomidenplagen van 1933—1936 zeer talrijk in het bodemslik van de Zuiderzee. Andere chitineresten, zoals 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 zeying werden nog enkele kleine stukjes van *Ceratophyllum submersum* gevonden en een tweetal zaadjes van *Potamogeton*, waarschijnlijk *P. pectinatus*, maar *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 Overijssel 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, biesen 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 à 1200 zwanen ± 3 maanden achtereen verblijf hield en ook grotendeels voedsel zocht. Zwanenkuilen waren er talrijker dan ergens anders. Maar de vegetatie was er in de zomer van 1937 belangrijk 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, gelijkkluidende inlichtingen. Al deze gegevens van literatuur en bevolking zijn in de kaart van fig. 3. verenigd. Wat *Potamogeton* betreft, vullen de gegevens van de bevolking de literatuuropgaven aardig aan. Over de begroeiing van de omgeving der IJselmonden 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 zeegedeelten. 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 fig. 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.

*) Zoals bekend, kan de waterstand door windopstuwing belangrijk afwijken van de normale stand.

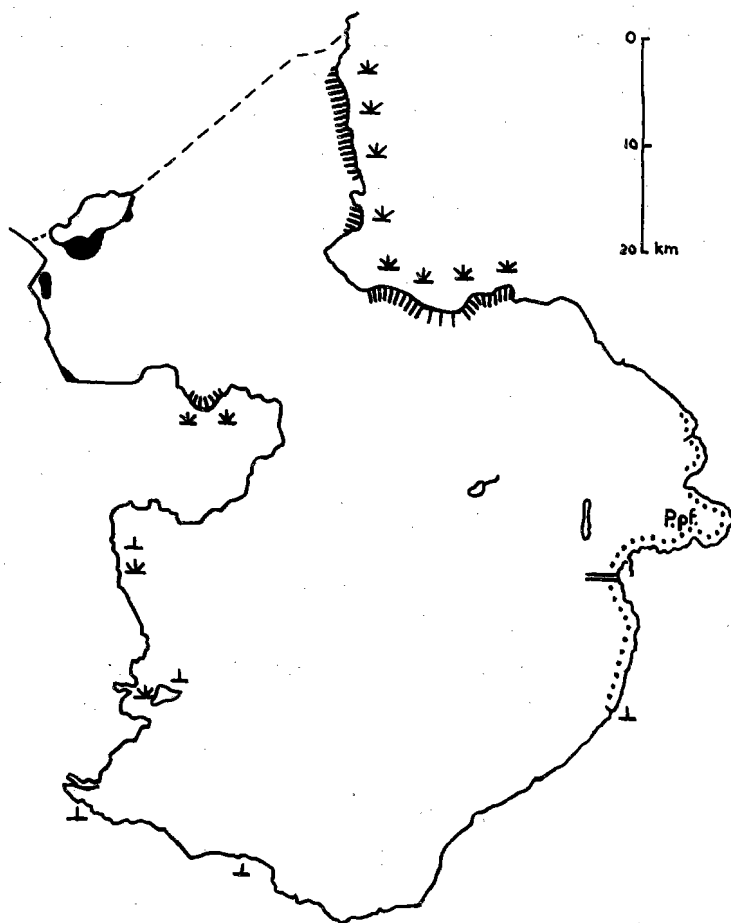


Fig. 3.

Verspreiding van de ondergedoken begroeiing vóór de afsluiting in 1932.
Distribution of submersed vegetation before the enclosing in 1932.

-  *Zostera*-velden uit de Wieringermeer volgens Feekes.
Zostera-fields according to Feekes.
-  *Zostera*-begroeiing volgens de bevolking.
Zostera-vegetation according to local information.
-  *Potamogeton pectinatus*-velden volgens de bevolking.
Potamogeton pectinatus-fields according to local information.
-  *Zostera* (cf. Van Goor).
-  *Potamogeton pectinatus* (cf. Van Goor).
-  *Potamogeton perfoliatus* (cf. Van Goor).

In grote trekken is de beschrijving van de begroeiing bij Hoophuizen, die op p. 4—5 voorkomt, 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 pectinatus* plaatselijk zeer verschillend. Aan de Friese kust tenslotte treden op de ondiepste plaatsen vaak grasachtige zoden van *Zannichellia pedicellata* op.

Nadere bijzonderheden komen voor in Tabel 1, die onze opnamen in verkorte vorm weergeeft. De resultaten zijn op fig. 4 in kaart gebracht.

Wij verkenden van het land uit en namen de begroeiing al wadend op. De afstanden, die in onze opnamen vermeld staan, zijn alle door afpassen bepaald. De plaatsen, waar wij het water ingingen, zijn op de kaart van fig. 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 golfdemping van de aan de oppervlakte rakende plantjes ontstaan. Staat men hoog, dan ziet men bovendien de vegetatie zeer duidelijk doorschemeren. 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 K r u s e m a n weten wij, dat het Kampereiland in 1936 zeer ijl begroeid was, Schokland een klein *Potamogeton*-veld had en Urk onbegroeid was.

In 1937 controleerden wij de punten 1—36 en vonden de volgende opvallende verschillen met 1936. Bij de punten 12, 13 en 14 is een dicht veld van *Potamogeton pectinatus* verschenen. Bij 19 is de begroeiing van *P. pectinatus* dichter dan in 1936, evenals bij 23, waar de vegetatie echter nog dun is. Bij 23 is een ijl veld van de beide *Potamogeton*-soorten ontstaan. In deze gevallen gold het overigens niet een uitbreiding van de *Potamogeton*-begroeiing ten gevolge van de voortschrijdende verzoeting, want op al deze plaatsen was blijkens K r u s e m a n 's gegevens reeds een dicht fonteinkruidveld geweest, dat echter tussen 1934 en 1936 door een onbekende oorzaak sterk is achteruitgegaan.

Het voorkomen der zwanen. Wat het verspreidingsgebied der zwanen vóór de afsluiting van de Zuiderzee betreft, beschikken wij over de gegevens van T e n K a t e (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 fig. 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 — Tacozijsl en Blankenham — Elburg. T e n K a t e (1930) vestigde er voor het eerst de aandacht op, dat de in het laatste gebied overwinterende zwanen voor de overgrote meerderheid

TABEL 1.

Overzicht van onze opname van de begroeiing van de Zuiderzee in 1936.

Alle afstanden zijn door afpassen bepaald. De nummers verwijzen naar de kaart van fig. 4.

No.	Characeae-zône	<i>Potamogeton pectinatus</i> -zône	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	Opmerkingen
1	Zeer weinig ontwikkeld.	Ijl veld van losse pollen, enige honderden m breed	—	Dichte vegetatie van <i>Zannichellia</i> .
2	Zeer dicht, 300-400 m breed.	Dicht veld, >250 m breed.	—	Veel <i>Zannichellia</i> aan de kant.
3	Zeer dicht, $\pm$ 100 m breed.	Dicht veld, >200 m breed.	—	<i>Zannichellia</i> talrijk.
4	Als 5, begroeiing smaller.			
5	Vrij ijl, $\pm$ 100 m breed.	Dicht veld, $\pm$ 200 m breed.	—	<i>Zannichellia</i> vrij talrijk.
9	Ijl.	Dicht veld, $\pm$ 200 m breed. (Hierbuiten nog 300 m ijl veld).	—	<i>Zannichellia</i> in talrijke zoden, over een breedte van 200 m.
10	Vrijwel afwezig.	Ijl veld, 200-600 m uit de kust.	—	
12	—	Zeer ijl veld, 150-450 m uit de kust.	—	
13	—	Zeer ijl veld, 300-500 m uit de kust.	—	0-300 m uit de kust, slechts enkele <i>Myriophyllum</i> -planten.
14	—	Vrijwel afwezig, 0-500 m uit de kust.	—	Enkele planten <i>Myriophyllum</i> .
18	—	Vrij dicht, 400->500 m uit de kust.	—	
19	Vrijwel afwezig.	Losse planten, 350-600 m uit de kust. Verder naar buiten aaneengesloten veld.	—	
20	—	Dicht veld, enige honderden m breed		
21	—	Slechts enkele losse planten, 0-400 m uit de kust	Enkele planten.	
22	—	Idem, 0-300 m uit de kust.	Eén pol.	
23	—	Enkele planten, 0-600 m uit de kust.	Enkele planten.	
24	—	—	—	Enkele groenwieren.

No.	Characeae-zône	<i>Potamogeton pectinatus</i> zône	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	Opmerkingen
25	—	Minder talrijk dan <i>P. perfoliatus</i> .	Dicht veld, ter hoogte van de punt v. d. dam	Nabij de kant weinig begroeid.
26	—	Dicht veld, honderden meters breed.	Algemeen.	
27	Dicht, vermengd met <i>Elodea</i> , <i>Enteromorpha</i> , <i>Myriophyllum</i> , 0-430 m uit de kust.	Ijl veld, 580-650 m uit de kust. Dicht veld, 650-850 m uit de kust.	Niet veel.	
28	Zeër dicht, 0-150 m uit de kust	Zeër dicht, 250-550 m uit de kust.	Algemeen.	<i>Myriophyllum</i> zeer talrijk.
29	—	Zeër dicht, 100-500 m uit de kust.	Algemeen, vervangt <i>P. pectinatus</i> vrijwel op de diepere plaatsen.	
30	Vrijwel afwezig.	Zeër dicht, 100-500 m uit de kust.	Vrij algemeen.	
31	Zeër dicht, 0-100 m uit de kust.	Zeër dicht, 100-1250 m uit de kust.	Vrij algemeen.	
32	—	Zeër dicht, 0-250 m uit de kust.	Aanwezig.	
33	—	Slechts enkele planten.	Aanwezig.	
34	—	Zeër dicht veld, 0-400 m uit de kust.	Algemeen.	
35	—	Dicht veld, enige honderden m uit de kust.	?	
36	—	Dicht veld, 0-240 m uit de kust.	Enkele.	
37	—	Dicht veld, 20-800 m uit de kust.	Enkele.	
40-42	—	Losse pollen langs de kust, bij 41 plaatselijk iets breder, ijl veld, bij 42 ijl pollenveld, 400 m breed.	—	
45-46	—	Oost en West van de haven dicht veld van enige honderden m breedte.	Aanwezig.	
49	—	Enige pollen.	—	
51	—	Enige pollen.	—	
52	—	Enige pollen.	—	
53	—	Enige pollen, N.W. hoek van het Gat en O. van de stad.	—	
54	—	Dicht pollenveld, 0-100 m uit de kust.	—	
11 56-57	Zeër dicht, 0-50 m uit de kust	Zeër dicht, 0-250 m uit de kust.	—	

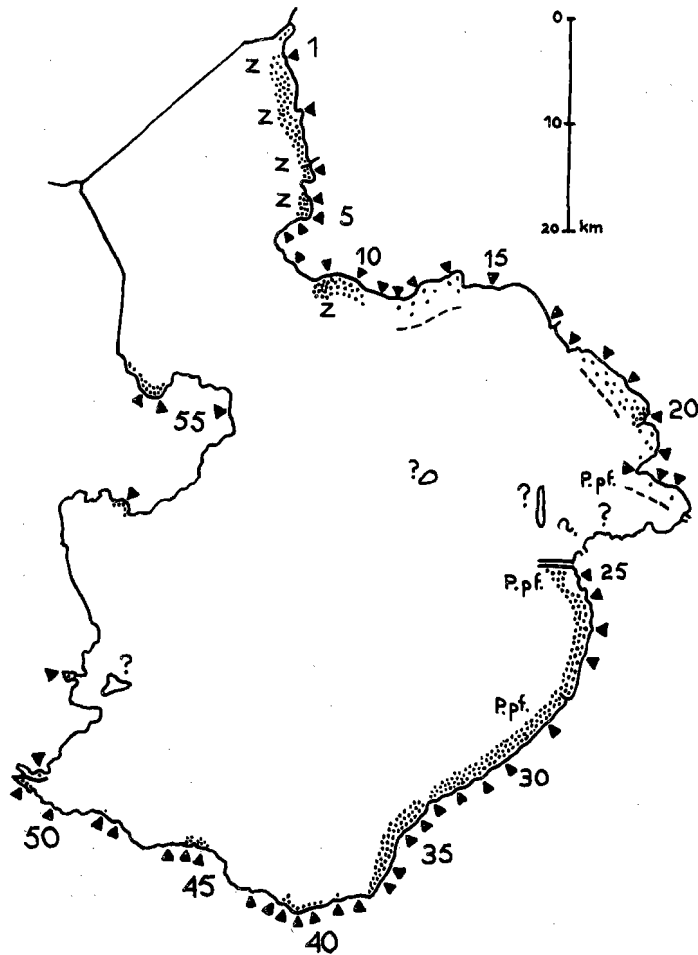


Fig. 4. Verspreiding der ondergedoken begroeiing in 1936.
Distribution of submersed vegetation in 1936.

- ? 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.
- - - Begroeiing in 1937 veel dichter.
Vegetation in 1937 much denser.

tot de soort *Cygnus bewickii* Yarr. behoren. De vraag doet zich voor, of dit ook voor het gebied Laaxum—Tacoziyl 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* gold¹⁾.

Sinds de verzoeting hebben de zwanen hun gebied sterk uitgebreid. Tussen

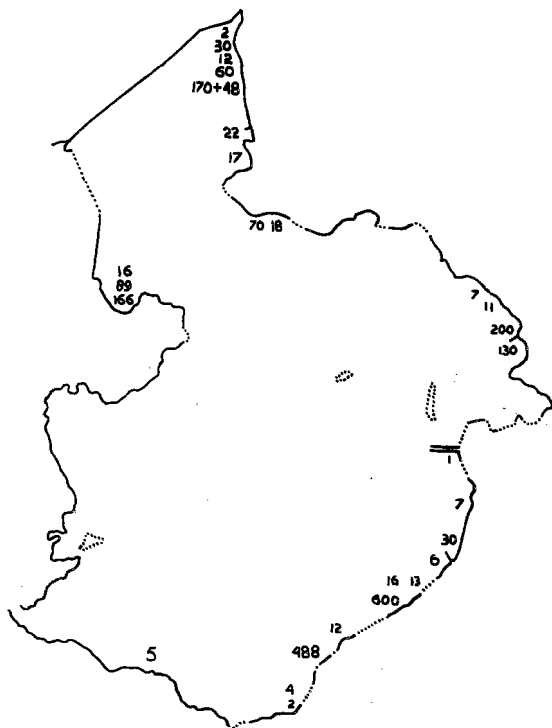


Fig. 5. Telling op 9—13 December 1936. *Cygnus olor* niet opgenomen. Gestippelde gedeelten werden niet bezocht.

Census of November 9th—13th, 1936. *Cygnus olor* excluded. Dotted areas were not visited.

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.²⁾

Ter contrôle 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. Twee van zulke rondtochten, die een aanzienlijk deel van de omtrek van de Zuiderzee besloegen, zijn in kaart gebracht op fig. 5 en 6. Fig. 7 brengt één der tochten in beeld, waarbij

ook in volle zee geteld werd, en wel met negatief resultaat.

Bij alle zwanentellingen, die wij hielden, stelden wij nauwkeurig vast, welke

¹⁾ Ten Kate vermeldt voor 1906—1927 19 verzamelde *C. bewickii* uit het gebied Elburg—Vollenhove, 7 uit Friesland en 10 van 5 verschillende plaatsen buiten het Zuiderzeegebied. Jammer genoeg zijn de 7 Friese exemplaren niet nader op vindplaats geëtiketteerd, naar wij ons overtuigden in het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, zodat zij geen uitsluitsel over deze vraag geven.

²⁾ Inmiddels deelt Dr ten Kate ons mede, dat er in het najaar en in de voorwinter van 1938 weer een groot aantal zwanen bij het Kampereiland verbleven heeft. Daar wij in de zomer van 1938 de ontwikkeling van de begroeiing niet hebben gevolgd, kunnen wij niet zeggen, of het hier een voedselrelatie geldt. Wij hopen in een volgend jaar de gang van zaken weer te kunnen volgen.

delen van de kust wij overzagen en welke niet. Midden in de winter liepen onze tellingen over enkele opeenvolgende dagen. De gevonden totaal aantallen kunnen daardoor nogal afwijken van het werkelijk aanwezige aantal, want de zwanen zijn soms tamelijk beweeglijk, zoals uit fig. 8 blijkt, die de aantal-schommelingen aan de Gelderse kust weergeeft voor 6 achtereenvolgende dagen. 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 × telescoop. Steeds vonden wij de opgaven van Ten Kate en berichtgevers bevestigd, dat het overgrote deel der overwintelaars 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 halstring. 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

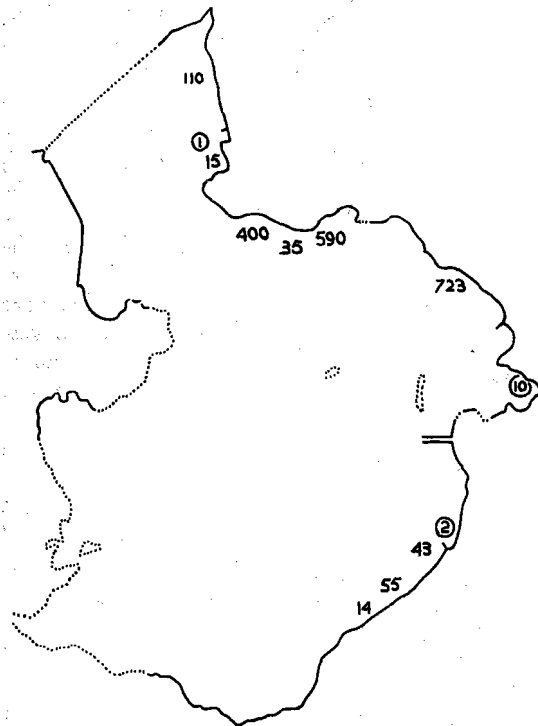


Fig. 6. Telling op 13—16 November 1937. Omrande cijfers: aantallen *Cygnus olor*. Gestippelde gedeelten werden niet bezocht.

Census of November 13th-16th 1937. Numbers in circles refer to *Cygnus olor*. Dotted areas were not visited.

ving van Ussher en Warren van het voorkomen in Ierland van belang. De soort komt hier meest eerst in December (enkele 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.

29 Nov.: 845 ex.

10 Dec.: 450 ex.

29 Dec.: 300 ex.

15 Nov.: 950 ex.

11 Dec.: 1120 ex.

28 Dec.: 2040 ex.

Zoals uit de tellingskaarten blijkt, leven de zwanen 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 fig. 1, de verspreiding van de ondergedoken begroeiing vóór en na de verzoeting op fig. 3 en 4. Gaan wij aan de hand van deze kaarten de invloed van de twee factoren op de verspreiding der zwa-

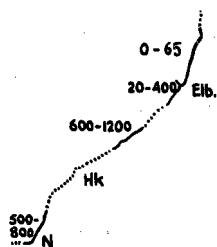


Fig. 8. Aantal-schommelingen op enige plaatsen langs de Z.O.-kust, 25-31 December 1936. Gestippelde gedeelten werden niet geregeld bezocht.

Fluctuations of the number of swans at some places of the South-Eastern coast, Dec. 25th-31st, 1936. Dotted areas were not visited regularly.

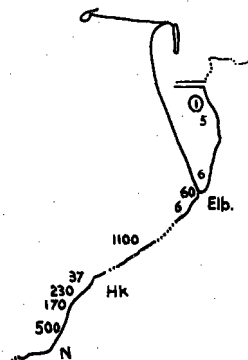


Fig. 7. Telling van 28 Dec. (langs de kust) en 29 Dec. (op zee) 1936 langs de Z.O.-kust. Gestippelde gedeelten werden niet bezocht.

Census of December 28th and 29th 1936; South-Eastern coast. Dotted areas not visited.

nen 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—Stavoren. De twee zwanengebieden van vóór de verzoeting vallen samen met de belangrijkste zeegras- en fontein-kruidevelden. De uitbreiding van het begroeide gebied is op de voet gevolgd door de uitbreiding van de winterkwartieren der zwanen.

Benoorden de lijn Enkhuizen—Stavoren 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 Zuidfriese 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 F e e k e s' en V a n G o o r'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
Stavoren	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. R e d e k e, 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 Kampereiland, beslist minder talrijk zijn geworden dan vroeger¹⁾. Wij kunnen in dit verband nog de totale aantallen noemen, die wij op onze rondtochten vonden: Januari 1936: ruim 3180, November 1936: ca. 2200, November 1937: 1800 à 2000²⁾. (Op de betreffende waarde van deze totale aantallen is op p. 15 gewezen).

¹⁾ Winter 1938/39 laten wij hier buiten beschouwing, zie noot 2 op p. 13.

²⁾ Van jagerszijde zijn getallen genoemd, die stellig te hoog zijn: „tienduizenden” (cf. De Ned. Jager, 43, nr. 38, 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 rotganzen, *Branta bernicla* (L.), gegeten. In tegenstelling met de zwanen zoeken deze hun voedsel ook, wanneer het terrein drooggevallen 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 rotgans in de voormalige Zuiderzee 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 *Anas platyrhynchos*, *Anas querquedula*, *Anas crecca* en *Spatula 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.

Summary.

Feeding-Habits and some of the Factors influencing the Distribution of Swans, *Cygnus b. bewickii* Yarr., hibernating in the Zuiderzee.

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 cen-

*) Volgens hem door den kooiker nader verstrekte gegevens was de vangst in 1936 hoger dan in 1935 en in 1937 het hoogste om in 1938 plotseling een sterke daling te laten zien, hoewel ook toen de vangst boven normaal bleef. Deze sterke daling wordt door den kooiker geweten aan de geweldige stijging van het aantal slobeenden langs het betreffende kustgedeelte, die in deze maanden domineerden, in aantal gevolgd door talingen, vervolgens pijlstaarten, terwijl de wilde eenden tot de vierde plaats werden teruggedrongen. (Red.).

suses by the authors and their collaborators. The most complete of these censuses are represented in fig. 5 and 6.

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 *Zannichellia 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, E, St).

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.

Literatuur.

Fee kes, W. (1936): De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. Ned. Kruidk. Archief, 46, p. 1.

Goor, A. C. J. van (1921): Die *Zostera*-Assoziation des holländischen 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, p. 187.

— (1936): De Vogels van het Zuiderzeegebied. Flora en Fauna der Zuiderzee. Suppl. Den Helder.

— (1938): De Vogels van het Zuiderzeegebied, 1e Aanvulling, uitg. Club v. Zuiderzeewaarnemers (niet in den handel).

Kruseman Jr., G. (1933—1934): Correspondentieblad Zuiderzeeeonderzoek Ned. Bot. Ver., 3, p. 17 en p. 58 (niet in den handel).

Naumann, J. (sine anno): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas IX, p. 256 en p. 264. Gera.

Redeke, H. C. (1922) In: Flora en Fauna der Zuiderzee. Den Helder.

Ussher, R. J. en R. Warren (1900): The Birds of Ireland. Londen.

Verthein, J. (1935): Zwergschwäne (*Cygnus bewickii*) auf der Elbe unterhalb Hamburgs. Orn. Monatsber., 43, p. 48.