

Herkomst en leeftijdssamenstelling van ruiende Knobbelzwanen *Cygnus olor* op het IJsselmeer

Origin and age composition of moulting Mute Swans *Cygnus olor* at Lake IJsselmeer, The Netherlands

KLAAS VAN DIJK

De Knobbelzwaan werd vroeger in Nederland veel gehouden voor de sier en voor de slacht. De huidige broedvogelpopulatie is ontstaan uit nakomelingen hiervan die zich hebben vermengd met trekvogels uit het oosten (Timmerman 1957). Tegenwoordig broeden er 3000-4000 paar in ons land (SOVON 1987).

Renssen (1976) en Van der Wal (1976) wezen als eersten op het voorkomen van enkele duizenden ruiende Knobbelzwanen langs de dijken van het IJsselmeer in de zomermaanden. Renssen (1981) concludeerde dat Knobbelzwanen die in Nederland zijn geboren, hun eerste levensjaren 's zomers op het IJsselmeer doorbrengen. In dit artikel wordt de leeftijdssamenstelling en de herkomst van Knobbelzwanen op het IJsselmeer beschreven aan de hand van waarnemingen en vangsten langs de Houtribdijk. Het materiaal is hoofdzakelijk verzameld in 1983 tijdens een onderzoek van Rijkswaterstaat, directie Flevoland naar de factoren die de timing van de slagpenrui bepalen (van Dijk & van Eerden 1990).

Terrein en methode

De Houtribdijk (HRD) is een grotendeels onbegroeide asfaltdijk met autoweg tussen Lelystad en Enkhuizen. Aan weerszijden van de HRD is ondiep (0.5-4.5 m) open water zonder noemenswaardige onderwatervegetatie. De voet van het dijktaalud bestaat onder de waterspiegel uit losse basaltstenen. Hierop groeit 's zomers een tot enkele decimeters hoge weelderige algenvegetatie van voornamelijk *Cladophora* spp. Deze algen vormen de enige voedselbron voor de zwanen. Er broeden geen Knobbelzwanen langs de HRD. Tellingen van de HRD zijn uitgevoerd per auto (1982, Berend Voslammer) en per fiets (1983). Tellingen van het complete IJsselmeer werden uitgevoerd per vliegtuig (1980-89, Rijkswaterstaat, Mennobart van Eerden).

Om antwoord te krijgen op vragen over herkomst, leeftijd, kleurfase en geslachtsverhouding zijn niet-vliegvlugge zwanen gevangen vanuit motorbootjes (foto's in Ruitenbeek & Andersen-Harild 1979). De vogels werden naar de wal getransporteerd waar ze werden gemeten en geringd. In 1982 zijn 50 zwanen gevangen, verdeeld over 20 juli (10), 29 juli (35) en 2 augustus (5). In 1983 zijn er 488 gevangen, verdeeld over 21 juni (12), 5-6 juli (155), 18-19 juli (89), 25 juli (76), 8-9 augustus (107) en 26 augustus (49). Het geslacht is bepaald aan de hand van cloaca-

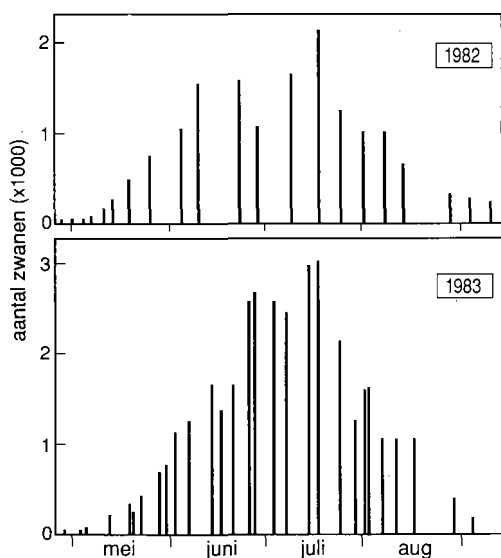
onderzoek en bij leeftijd is onderscheid gemaakt in tweede kalenderjaar (2kj) en ouder dan tweede kalenderjaar (adult). Knobbelzwanen komen voor in twee kleurfasen, waarbij vogels van de lichte kleurfase vleeskleurige poten en een lichte ondersnavel hebben. Vogels van de donkere kleurfase hebben grijszwarte poten en een donkere ondersnavel. Kleurfase is een geslachtsgebonden eigenschap met een enkelvoudige overerving waarbij donker volledig dominant is over licht. 's Zomers is de 2kj lichte fase herkenbaar aan enkele beige veertjes op de rug. Daarnaast hebben ze een lichtrode bovensnavel en een meestal nauwelijks zichtbare knobbel. Vogels van de donkere kleurfase zijn 's zomers als 2kj herkenbaar door restanten van het grauwe verenkleed op de rug en door een grijsrode bovensnavel.

Bij de analyse van de verhoudingen tussen de leeftijden, geslachten en kleurfasen zijn alleen de gegevens van 1983 verwerkt. Terugmeldingen zijn verwerkt tot 1 januari 1990. Vangsten van geringde vogels vormden een tweede informatiebron voor gegevens over herkomst en leeftijd. Veel gegevens zijn verzameld door het aflezen van de inscriptie van metalen pooringen bij op de dijk rustende zwanen. De vogels waren opvallend mak en konden zonder schuiltent tot op enkele meters worden benaderd. Er zijn aflezingen uit de jaren 1981-87 verwerkt, de meeste werden gedaan in 1982-84. Ook zijn aflezingen verwerkt van de IJsselmeerdijk van Flevoland tussen de Ketelbrug en Pampushaven.

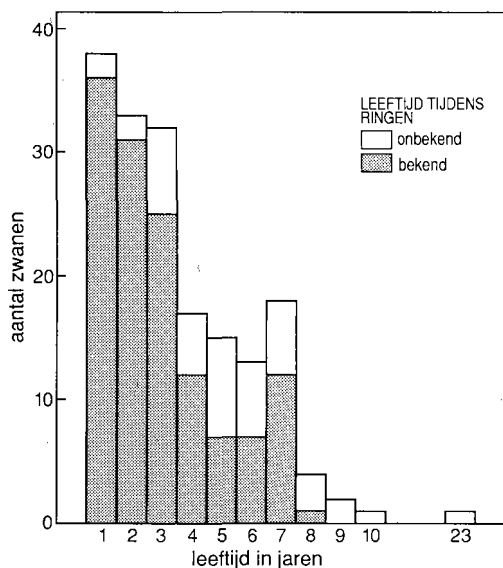
Resultaten

Aantalsverloop In de wintermaanden ontbreekt de soort nagenoeg langs de HRD. Vanaf eind april namen de aantallen snel toe tot een maximum in juli. Daarna vond weer een snelle afname plaats. De gegevens van 1982 en 1983 kwamen goed met elkaar overeen (figuur 1). Langs de HRD werden in 1982 121 500 zwaandagen doorgebracht en in 1983 163 600 zwaandagen (tussen 1 april en 1 september). In beide jaren viel het maximum in midden juli (2125 in 1982 en 3011 in 1983). Het getelde maximum van 1983 (42% hoger dan 1982) komt overeen met de toename van het aantal doorgebrachte zwaandagen in 1983 (35%).

De HRD is de belangrijkste locatie op het IJsselmeer voor ruiende Knobbelzwanen. In de periode 1980-89 zaten in juli gemiddeld 3960 (uitersten 2870 en 4748) op het IJsselmeer (Mennobart van Eerden). Het aandeel van de HRD op het totaal bedroeg 50% in 1982 en 63% in 1983.



Figuur 1. Aantalsverloop langs de Houtribdijk in 1982 en 1983. Numbers of Mute Swans along the Houtribdijk in 1982 and 1983.



Figuur 2. Leeftijd (in jaren) van langs de Houtribdijk waargenomen Knobbelzwanen die niet op het IJsselmeer waren geringd ($n=174$). Onderscheid is gemaakt tussen zwanen van bekende leeftijd (geringd als nestjong, als 1kj of als 2kj; gearceerd, $n=131$) en zwanen van onbekende leeftijd (ongearceerd, $n=43$). De laatste groep betreft vogels die bij het ringen als volgroeid, na 1kj, na 2kj of na 3kj moesten worden geclassificeerd; ze staan in de kolom van de minimale leeftijd tijdens hun verblijf op het IJsselmeer. Zwanen die twee of meer zomers zijn gezien, staan evenzoveel malen in het histogram. Age (years) of Mute Swans observed along the Houtribdijk ($n=174$). These birds were ringed elsewhere and are separated in those ringed at known age (pullus, 1st or 2nd calendar year; $n=131$, hatched) and those ringed at unknown age ($n=43$, open). These birds are quoted by their minimum age when observed at Lake IJsselmeer. Swans seen in several years are listed twice or more.

Leeftijd Van de zwanen die in 1983 zijn gevangen, waren 320 (65.6%) adult, 157 (32.2%) 2kj en 11 (2.3%) ouder dan 1kj. Bij deze laatste groep was niet duidelijk of ze 2kj of ouder dan 2kj waren. Het aandeel 2kj bedroeg dus 32-35%. Het aandeel 2kj was lager bij de al geringde zwanen, namelijk 21.8% ($n=174$). De gemiddelde leeftijd van de al geringde zwanen was 3.6 jaar (figuur 2).

Niet alleen jonge zwanen ruien op het IJsselmeer. Bijna een derde van de ruiers (31.0%) is minimaal vijf jaar oud. Vermoedelijk zitten hier heel wat vogels bij waarvan het broedsel is mislukt en/of die al in een voorafgaand jaar tot broeden kwamen. Bewijzen hiervoor vormen acht ruiers die tweeëneenhalve maand tot zeven jaar eerder als broedvogel elders in Nederland waren geringd. Tien andere ruiers waren vermoedelijk eveneens broedvogel tijdens het ringen, maar zijn niet als zodanig op de ringlijst gezet. Ze waren één tot zes jaar eerder in de broedtijd als ouder dan 3kj geringd.

Sex ratio Allereerst zijn de gevangen zwanen onderverdeeld in de twee leeftijdsgroepen. In de groep van 2kj zwanen waren beide geslachten even sterk vertegenwoordigd; de verhouding ♂♂:♀♀ bedroeg gemiddeld genomen 51:49 ($X^2=0.02$, $P>0.05$). Daarentegen werden bij de adulte zwanen gemiddeld genomen meer ♂♂ dan ♀♀ gevangen; de verhouding ♂♂: ♀♀ bedroeg hier 57:43 ($X^2=5.35$, $P<0.025$). Vervolgens zijn de ruiers verder onderverdeeld naar het tijdstip waarop ze werden bemachtigd (tabel 1). Uit de tabel is te lezen dat in juli overwegend ♂♂, maar in augustus overwegend ♀♀ werden gevangen. Deze verschillen in sex ratio in de loop van de tijd zijn significant voor zowel 2kj vogels ($X^2=8.84$, $P<0.025$) als voor adulte zwanen ($X^2=6.15$, $P<0.05$).

Kleurfase Het aandeel van de lichte kleurfase bedroeg 41.4% ($n=486$). Van de ♂♂ was 33.3% ($n=261$) van de lichte kleurfase, van de ♀♀ 50.5% ($n=218$). Deze percentages zijn verschillend, omdat het gen voor de kleurfase op het X-chromo-

Tabel 1. Sex ratio bij Knobbelzwanen gevangen in 1983 (tussen haakjes het percentage). De vangsten van 21 juni en 5-6 juli zijn samengevoegd tot periode 1, de vangsten van 18, 19 en 25 juli tot periode 2 en die van 8, 9 en 26 augustus tot periode 3. Sex-ratio of flightless Mute Swans caught in 1983 (percentages in parentheses). Catches of 21 June, 5 and 6 July are combined to period 1, catches of 18, 19 and 25 July to period 2 and catches of 8, 9 and 26 August to period 3. "2kj" = second calendar year.

	2kj		adult	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Periode 1	29 (59.2)	20 (40.8)	64 (58.2)	46 (41.8)
Periode 2	30 (61.2)	19 (38.8)	69 (63.9)	39 (36.1)
Periode 3	21 (35.6)	38 (64.4)	45 (46.9)	51 (53.1)
Totaal	80 (51.0)	77 (49.0)	178 (56.7)	136 (43.3)

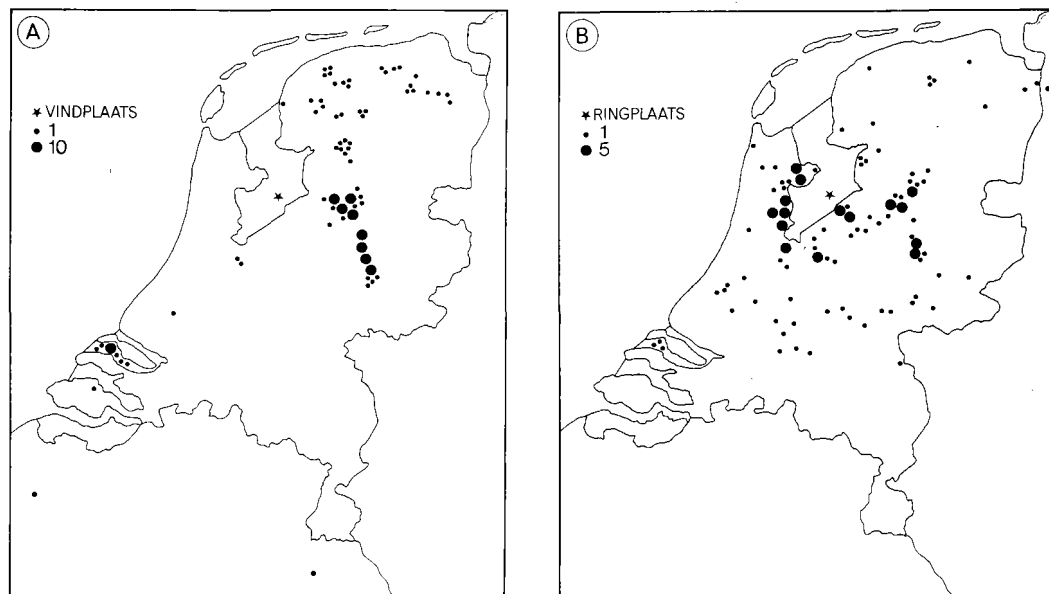
soom ligt. Bij vogels hebben ♂♂ twee X-chromosomen, waardoor de kans op een ♂ van de lichte kleurfase kleiner is dan de kans op een ♀ van de lichte kleurfase.

Terugmeldingen: trek en vindomstandigheden Bijna uitsluitend Nederlandse Knobbelzwanen ruilen op het IJsselmeer (figuur 3). Negen zwanen kwamen uit of gingen naar het buitenland. De eerste kwam uit Litouwen en had een afstand van 1200 km afgelegd. Nogal wat zwanen keren een aantal jaren achtereenvolgend terug naar het IJsselmeer. Van de in 1983 gevangen vogels ($n=458$) werden 41 (9.0%) in 1984 en 75 (16.4%) ooit weer gezien. De hoogste afleesinspanning vond plaats in 1983 en dat is dan ook terug te vinden in hogere terugkeerpercentages: 29.2% van de vangsten uit 1982 ($n=48$) en 24.1% van de aflezingen uit 1982 ($n=58$). Uitwisseling tussen de HRD en de Afsluitdijk (de op één na belangrijkste locatie op het IJsselmeer) lijkt nauwelijks op te treden: slechts twee zwanen ruiden het ene jaar langs de HRD en een ander jaar langs de Afsluitdijk. Wel ruilen sommige het ene jaar in Zeeland en een ander jaar op het IJsselmeer. Eén op het Veerse Meer en vijftien op de Grevelingen gevangen ruiers zaten namelijk één of meer jaren later langs de HRD. Er is geen uitwisseling geconstateerd tussen het IJsselmeer en de grote Deense ruigebieden.

Terwijl figuur 3a (herkomst geringde ruiers) vooral het werkkerrein weerspiegelt van de Nederlandse zwanenrings (Friesland, Groningen en de

IJsseluiterwaarden), geven de terugmeldingen van de eigen geringde vogels een veel homogener beeld (figuur 3b). Zwanenrijke gebieden als Holland en Utrecht zijn nu wel goed vertegenwoordigd en relatief weinig werden uit Friesland en Groningen teruggemeld. De beide geslachten waren gelijk over Nederland verdeeld. Onder de afgelezen zwanen waren er 104 die als nestjong waren geringd. Ze waren afkomstig uit Nederland (99), Duitsland (3), België (1) en Litouwen (1). Daarnaast bevonden zich onder de ruiers 8-18 exemplaren die tweeënhalf maand tot zeven jaar eerder in de IJsseluiterwaarden of in ZW-Friesland als broedvogel waren geringd (zie ook "leeftijd"). Negentien andere (8 ♂♂, 11 ♀♀) werden broedend vastgesteld in Overijssel (6), Groningen (5), Gelderland (3), Flevoland (3) en Utrecht (2) nadat ze in een eerder jaar langs de HRD waren gezien.

Meer dan de helft van de terugmeldingen betreft vrij levende vogels waarvan de metalen ring één of meerdere malen werd afgelezen (tabel 2). Na 6 jaar waren 105 zwanen (20.8%) dood teruggemeld. Af-schot wegens vermeende landbouwschade is verreweg de belangrijkste doodsoorzaak (56.2%). Daarnaast zijn er zwanen die zich te pletter vliegen tegen hoogspanningskabels of als verkeersslachtoffer aan hun einde komen. Het maandelijkse sterftepatroon wordt dan ook vooral bepaald door afschot (figuur 4). De meeste worden in het vroege voorjaar afgeschoten, als de groei van de gewassen op gang komt. Bij een verdere analyse van de mortaliteit van het 1983-cohort bleken er geen signifi-



Figuur 3. Terugmeldingen van Knobbelzwanen: (A) ringplaatsen buiten het IJsselmeer van zwanen die langs de Houtribdijk werden afgelezen ($n=155$) en (B) vindplaatsen buiten het IJsselmeer van zwanen die langs de Houtribdijk werden geringd ($n=151$, herhaalde aflezingen conform tabel 2). Recoveries of Mute Swans: (A) ringing sites outside Lake IJsselmeer of ringed birds observed along the Houtribdijk ($n=155$) and (B) recovery sites outside Lake IJsselmeer of swans ringed along the Houtribdijk ($n=151$, repeated observations according to table 2).

Table 2. Terugmeldingsomstandigheden van niet-vliegvlugge Knobbelzwanen die in 1982 (48) en 1983 (458) langs de Houtribdijk werden geringsd. Op het IJsselmeer afgelezen zwanen zijn pas na één jaar meegeteld en voor elk (nieuw) jaar slechts éénmaal. Herhaalde aflezingen elders zijn alleen meegeteld als de locaties meer dan 10 km uiteen lagen. *Details of recoveries of flightless Mute Swans ringed at Lake IJsselmeer in 1982 (48) and 1983 (458). Birds seen later on at Lake IJsselmeer are listed only if they were observed at least one year later. Only one observation per year has been listed, as well as repeated observations at Lake IJsselmeer in further years. Repeated observations elsewhere are only listed twice or more if a second observation is more than 10 km away.*

Omstandigheden Details	n
Afgelezen op het IJsselmeer Observed at Lake IJsselmeer	101
Elders afgelezen Observed elsewhere	52
Gewond gevonden Found wounded	6
Doodgeschoten Shot	59
Doodgevonden (oorzaak onbekend) Found dead (cause unknown)	24
Draadschlachtoffer Killed by overhead power lines	10
Verkeersslachtoffer Road casualty	7
Bacterie-infectie Killed by bacterial disease	2
Vergiftigd Poisoned	1
Vorstslachtoffer Starvation due to cold weather	1
Gepakt door zoogdier Killed by mammal	1
Totaal Total	264

cante verschillen te zijn tussen de geslachten. Daarentegen waren er wel significante verschillen tussen de beide leeftijdsgroepen. Na 1 jaar was 17.2% van de 2kj zwanen ($n=157$) en 8.3% van de adulten ($n=301$) dood teruggemeld ($X^2=7.28$, $P<0.01$); na 6 jaar bedroegen de percentages respectievelijk 24.2 en 19.3 ($X^2=1.24$, $P>0.05$). Afschot is de belangrijkste verklaring voor de hoge mortaliteit in het eerste jaar bij de 2kj zwanen. Deze vogels zitten dan hoofdzakelijk in groepen op het land, waar de kans om afgeschoten te worden het grootst is, terwijl een deel van de adulten zich al over de broedterritoria verspreid zal hebben.

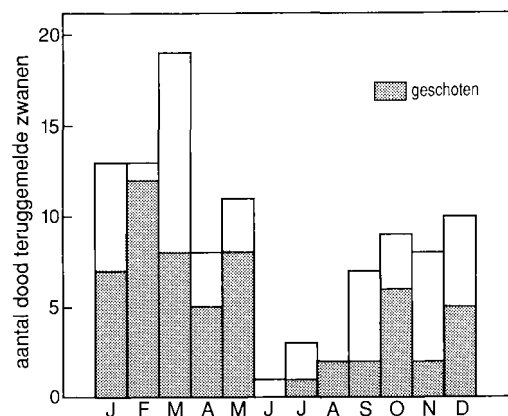
Discussie

Aantallen en herkomst Renssen & Teixeira (1980) schatten dat in de tweede helft van de jaren zeventig 's zomers minimaal 6500-7000 Knobbelzwanen op gemeenschappelijke ruiplaatsen verbleven. Het IJsselmeer was het belangrijkste gebied met maximaal 4600 vogels (1975). Het Deltagebied (Grevelingen, Veerse Meer en Haringvliet) kwam op de tweede plaats met een maximum van 2700 (1978). Sedertdien zijn de aantallen op het IJsselmeer niet veel veranderd en zijn de aantallen in het Deltagebied wat afgenomen (Meininger *et al.* 1984, 1985). Elders in Nederland ruïen her en der kleine groepjes van hooguit enkele tientallen exemplaren. Alleen bij IJmuiden (Cottaar 1990) en op het Lauwersmeer ruïen er tegenwoordig jaarlijks 100-200. De gerepresenteerde ringgegevens bevestigen de vaststelling van Renssen (1981) dat Nederlandse Knobbelzwanen op het IJsselmeer ruïen. Hoewel

er een zekere uitwisseling is tussen het IJsselmeer en het Deltagebied, komen terugmeldingen uit grote gedeeltes gescheiden gebieden. Ruïers van de Grevelingen werden voor 75% in Zuid-Holland teruggemeld (de Kraker 1985), terwijl slechts 10% van de ruïers op het IJsselmeer in Zuid-Holland terecht kwam. Het lijkt erop dat er nauwelijks uitwisseling is van het IJsselmeer met de Deense ruïgebieden waar jaarlijks 35 000-40 000 zwanen uit landen rond de Oostzee ruïen (Andersen-Harild 1981 a & b). Renssen (1981) geeft één geval van een in Nederland geboren zwaan die als 2kj in Denemarken ruïde.

Ook de *kleurfasenverhouding* (41.4% behoorde tot de lichte kleurfase) wijst op een Nederlandse herkomst van de ruïers. Overeenkomende percentages werden gevonden bij bijna volgroeide jongen elders in Nederland: 38.9% in Groningen (van Dijk *et al.* 1986), 35.3% in ZW-Friesland / NW-Overijssel (Tom Renssen) en 23.2% in de IJsseluitwaarden bij Deventer (Benny Middendorp). Daarentegen bedraagt het percentage witte zwanen in Engeland, Zweden en Denemarken slechts één tot vier (Ruitenbeek & Andersen-Harild 1979), hoewel lokaal hogere percentages worden aangetroffen in Polen (tot 15%, Maria Wieloch), Zuid-Jutland (15%, Tofft & Nielsen 1988) en Nedersaksen (19%, Latzel & Scherner 1985). Het hoge aandeel van de lichte kleurfase in Nederland wordt verklaard, doordat de vroeger hier gekweekte zwanen vooral tot de lichte kleurfase behoorden.

Leeftijd, sex ratio en mortaliteit Knobbelzwanen beginnen over het algemeen te broeden in hun vierde of vijfde kalenderjaar, maar sommige beginnen pas jaren later (zwanenwerkgroep Avifauna Groningen, Birkhead & Perrins 1986). Dit betekent dat alle 2kj en praktisch alle 3kj vogels



Figuur 4. Maandelijks verdeling van dood teruggemelde Knobbelzwanen, geringsd als ruïer op het IJsselmeer. Gearceerd: geschoten, ongeceerd: overige doodsoorzaken. *Monthly distribution of ringed Mute Swans reported dead. Hatched: birds shot; open: other causes of death.*

's zomers in de grote ruicentra aanwezig zijn. Succesvolle broeders ruien in hun territorium tijdens het verzorgen en opgroeien van hun jongen. De niet-succesvolle broedvogels (90% van alle mislukte broedgevallen wordt moedwillig door de mens verstoord) blijven deels in hun territorium en gaan deels naar gemeenschappelijke ruigroepen. Dit betekent dat de groep adulten op het IJsselmeer een heterogene achtergrond heeft: nog niet geslachtsrijpe zwanen (deels al wel gepaard), mislukte broedvogels (gepaard) en ex-broedvogels die hun partner hebben verloren. Wellicht komen sommige helemaal nooit tot broeden. Mathiasson (1981) veronderstelt dat wel eens een behoorlijk deel van de ruiers zou kunnen behoren tot de "losers": vogels met een lage sociale status in de ruigroepen die tot op betrekkelijk hoge leeftijd geen enkele broedpoging hebben ondernomen. Hij berekende dat 38% van de Zweedse ruiers minimaal zes jaar oud was. Op het IJsselmeer was 31% vijf jaar of ouder, maar hierbij moet worden aangetekend dat de Nederlandse zwanen één tot twee jaar eerder met broeden beginnen.

Het ♂♂ overschot bij de adulten werd ook in Zweden gevonden (Mathiasson 1973). Het is verklaarbaar omdat ♀♀ op een iets jongere leeftijd beginnen te broeden waardoor de ♂♂ bij de adulten in de meerderheid zijn (Reese 1980, Andersen-Harild 1981b, Birkhead & Perrins 1986). Het aandeel 2kj zwanen op het IJsselmeer (32-35%) komt

overeen met waarden uit goede jaren in Denemarken en Zweden (Mathiasson 1973, 1981, Andersen-Harild 1981b).

Lemmens (1984) schatte dat van 1975-83 jaarlijks c. 2000 Knobbelzwanen werden afgeschoten. Nederland is dan ook het enige land ter wereld waar afschot de belangrijkste mortaliteitsfactor is. In Engeland sterven de meeste aan loodvergiftiging, in Schotland en de USA zijn hoogspanningskabels de belangrijkste doodsoorzaak en in landen rondom de Oostzee en in de Wolgadelta sterven de meeste tijdens strenge winters door uitputting (Reese 1980, Andersen-Harild 1981b, Spray 1981, Birkhead & Perrins 1986, Krivenko & Krivosov 1987). Gezien de grote aantallen die jaarlijks worden afgeschoten, is het aan te bevelen nader onderzoek uit te voeren naar de factoren die de omvang van de populatie in Nederland bepalen. Het is daarbij denkbaar dat de huidige draagkracht van het IJsselmeer voor de ruiers daarbij een bottleneck zou kunnen betekenen.

Dankwoord Berend Voslamber gaf het onderzoek een goede start door in 1982 de Houtribdijk regelmatig te tellen en er veel ringen van zwanen af te lezen. Er hadden niet zoveel zwanen gevangen kunnen worden zonder de hulp van: Henk Bakker, Jan Beekman, Ina van den Beld, Kees Borrius, Sjoerd Dirksen, Jan Doevendans, H. van Elburg, Peter van Horssen, Anne Kooy, Jeroen Niezen, Aart van der Spoel, Peter Venema, Rudy Venema, Rita Viersma, Berend Voslamber, Edwin Witter en Menno



Knobbelzwanen, juni 1983, Houtribdijk (Klaas van Dijk). *Mute swans* *Cygnus olor*.

Zijlstra. Op het IJsselmeer werden verscheidene ringen afgelezen door Mennobart van Eerden, Trinus Haitjema, Bob Loos en diverse andere vogelaars. Het Vogeltrekstation in Heteren verschaft informatie omtrent de herkomst van de elders geringde Knobbelzwanen. De Directie Flevoland van Rijkswaterstaat (voorheen Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders) verleende logistieke steun en Mennobart van Eerden begeleidde het onderzoek.

Summary

Lake IJsselmeer is the most important moulting area for non-breeding Mute Swans in The Netherlands (maximum 4750 birds). The birds concentrate along dikes where they feed on green algae. The main study area was the Houtribdijk (52°37'N.5°25'E) which may hold 50-75% of the total population present (fig. 1). The aim of this paper is to analyse the origin and age composition of the moulting birds along the Houtribdijk. Most data were collected in 1983 when 488 flightless swans were caught. The fraction of one year old birds was 32-35%. Males were predominantly caught in July, females in August (tab. 1). Mean age was 3.0 (fig. 2). Almost onethird (31%) was at least five years old. Some of these are failed or former breeders as at least eight former breeders were recorded in the moulting flocks.

Recoveries (fig. 3) reveal that the moulting swans belong to the Dutch breeding population only (3000-4000 breeding pairs). This is in agreement with the large fraction of moulters which belong to the light morph (41.4%, divided into 33.3% of the ♂♂ and 50.5% of the ♀♀). Up to 29% of the swans returned to Lake IJsselmeer one year later. There is some exchange between Lake IJsselmeer and moulting areas in Zeeland (Lake Grevelingen), but apparently no exchange between Lake IJsselmeer and moulting sites in the Baltic area.

More than half of the ringed birds reported dead (56.2%) were shot (tab. 2). Mute Swans are protected by Dutch law, but many of them (a supposed 2000 annually) are legally shot, due to presumed damage in agriculture. Most swans die in early spring (fig. 4). After one year 17.2% of the one year old birds and 8.3% of the adult birds were reported dead. After six years 24.2% of the one year old swans and 19.3% of the adults were reported dead.

Literatuur

ANDERSEN-HARILD P. 1981a. Migration of *Cygnus color* ringed in Denmark in winter and during moult. Proc. 2nd int. swan symp.: 120-131.
 — 1981b. Population dynamics of *Cygnus olor* in Denmark. Proc. 2nd int. swan symp.: 176-191.
 BIRKHEAD M. & PERRINS C. 1986. The Mute Swan. Croom Helm, Londen.
 COTTAAR F. 1990. Ruiende Knobbelzwanen *Cygnus olor* in IJmuiden. De Graspieper 10: 141-146.
 VAN DIJK K., VOSLAMBER B., ESSELINK H. & BEEKMAN J. 1986. De Knobbelzwaan als broedvogel in Groningen in 1984 en 1985. De Grauwe Gors 14 (1): 12-26.
 VAN DIJK K. & VAN EERDEN M. R. 1990. Biometrics and timing of primary moult of non-breeding Mute Swans *Cygnus olor* at Lake IJsselmeer, the Netherlands. Wildfowl Suppl. 1: 295-302.

DE KRAKER K. 1985. De Knobbelzwaan in de Grevelingen. In K. DE KRAKER, Grevelingenbekken jaar-overzicht vogeltellingen 80/81, p. 1-9. (Rapport) Staatsbosbeheer, Middelburg.
 KRIVENKO V. G. & KRIVONOSOV G. A. 1987. Twenty years study of the *Cygnus olor* population in the Volga Delta. In Y. E. SYROYOCHKOVICKY (ed), Ecology and migration of swans in the USSR, p.38-48. IWRB, Slimbridge (English translation).
 LATZEL G. & SCHERNER E. R. 1985. Genfrequenzen als Ausdruck der Populationsdynamik: das *immutabilis*-Allel bei Höckerschwanen *Cygnus olor* in Wolfsburg und Göttingen. Zool. Jb. Syst. 112: 537-543.
 LEMMENS R. H. M. J. 1984. De Knobbelzwaan in Nederland, een lust of een last! (Rapport) Staatsbosbeheer, Utrecht.
 MATHIASSEN S. 1973. A moulting population of non breeding Mute Swans with special reference to flight-feather moult, feeding ecology and habitat selection. Wildfowl 24: 43-53.
 — 1981. The moulting ground's relation to breeding and wintering areas as revealed by neck-banded *Cygnus olor*. Proc. 2nd int. swan symp.: 132-141.
 MEININGER P. L., BAPTIST H. J. M. & SLOB G. J. 1984. Vogeltellingen in het Deltagebied in 1975/76-1979/80. (Rapport) Rijkswaterstaat, Middelburg.
 — 1985. Vogeltellingen in het zuidelijk Deltagebied in 1980/81-1983/84. (Rapport) Rijkswaterstaat, Middelburg.
 REESE J. G. 1980. Demography of European Mute Swans in Chesapeake Bay. The Auk 97: 449-464.
 RENSSSEN TH. A. 1976. Niet-broedende Knobbelzwanen op het IJsselmeer en het Ketelmeer. Het Vogeljaar 24: 14-16.
 — 1981. Verspreiding van een lokale populatie Knobbelzwanen *Cygnus olor*. Limosa 54: 89-92.
 RENSSSEN TH. A. & TEIXEIRA R. M. 1980. Taxatie van het aantal Knobbelzwanen in Nederland. Watervogels 5: 18-24.
 RUITENBEEK W. & ANDERSEN-HARILD P. 1979. De Knobbelzwaan. Kosmos, Amsterdam.
 SOVON 1987. Atlas van de Nederlandse vogels. SOVON, Arnhem.
 SPRAY C. J. 1981. An isolated population of *Cygnus olor* in Scotland. Proc. 2nd int. swan symp.: 191-208.
 TIMMERMAN A. 1957. "Wilde" Knobbelzwanen *Cygnus olor* op het Waterwildreservaat Het Zwarte Meer. Limosa 30: 183-191.
 TOFFT J. & NIELSEN K. 1988. Kuldstørrelse og frekvens af polske unger hos Knopsvaner *Cygnus olor* i Sønderjylland 1980-87. Dansk orn. Foren. Tidsskr. 82: 55-56.
 VAN DER WAL R. 1976. Overzomerende Knobbelzwanen op het IJsselmeer. Tijdschrift 21 (1): 9-16.

Klaas van Dijk, Rijkswaterstaat, directie Flevoland, Postbus 600, 8200 AP Lelystad tegenwoordig adres Vermeerstraat 48, 9718 SN Groningen.

Aanvaard voor opname 22 februari 1991