

De verspreidingsgeschiedenis van zwanen, ganzen en eenden

DEEL 1: ZWANEN ALS WEGWIJZERS IN DE ZOÖGEOGRAFIE

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

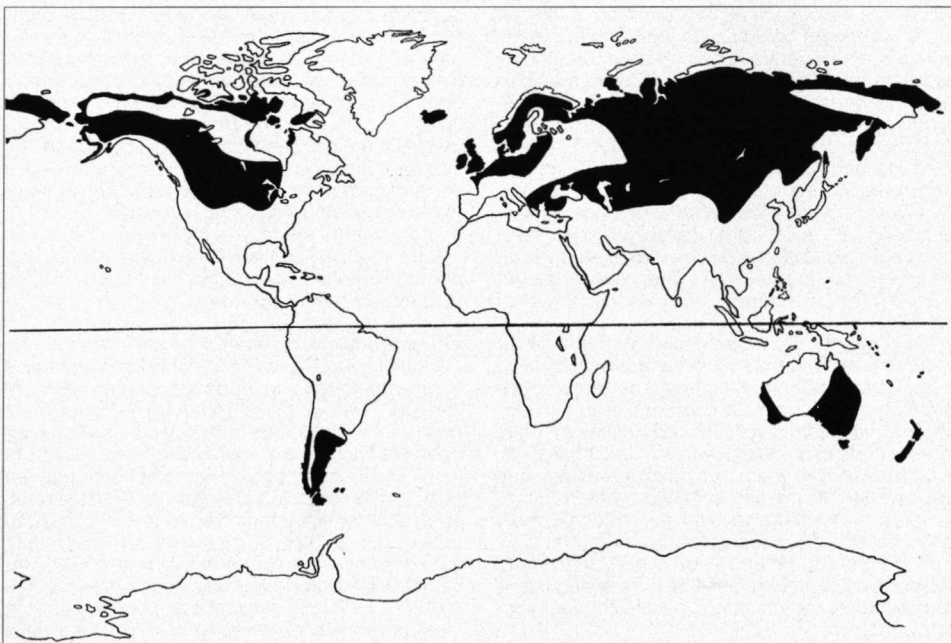
- | | |
|---------------------------------|---|
| 1. Inleiding. | 9. Coscoroba, het buitenbeentje. |
| 2. Soorten en hun verspreiding. | 10. Taxonomie, systematiek, zoögeografie. |
| 3. Vraagstelling. | 11. Zwanen en mensen. |
| 4. Taxonomie van zwanen. | 12. Samenvatting. |
| 5. Kleine zangzwanen. | 13. Summary. |
| 6. Grote zangzwanen. | 14. Dankbetuiging. |
| 7. Knobbelzwaan. | 15. Literatuur. |
| 8. Zuidelijke zwanen. | |

1. Inleiding

Dit artikel over de zoögeografische problemen met betrekking tot zwanen is bedoeld als een inleiding tot een langere serie, die uiteindelijk alle zwanen, ganzen en eenden (*Anseriformes*) van de wereld zal kunnen omvatten. Hoewel alle aspecten van de zoögeografie ter sprake worden gebracht, komt het zwaartepunt te liggen bij wat de historische zoögeografie wordt genoemd. De grondgedachten zijn ontleend aan een college-cyclus die ik in 1973-1974 voor biologiestudenten aan de Vrije Universiteit te Amsterdam heb mogen geven. De zeven of acht soorten wilde zwanen lenen zich bij uitstek voor de illustratie van problemen van de terrestrische zoögeografie en voor de beschrijving van de werkwijze van het hier aangeboden eerste deel van een zoögeografische studie.

2. Soorten en hun verspreiding

- | | | |
|---|----------------|---------------|
| 1. <i>Cygnus olor</i> (Gmelin) | Knobbelzwaan | Eurazië |
| 2. <i>Cygnus atratus</i> (Latham) | Zwarte Zwaan | Australië |
| 3. <i>Cygnus melanocorypha</i> (Molina) | Zwarthalszwaan | Zuid-Amerika |
| 4. <i>Cygnus cygnus</i> (Linnaeus) | Wilde Zwaan | Eurazië |
| 5. <i>Cygnus buccinator</i> Richardson | Trompetzwaan | Noord-Amerika |



Geografische verspreiding van zwanen *Cygnus*. Noten: (1) De verspreiding van de Trompetzwaan *Cygnus buccinator* in Noord-Amerika geeft ongeveer de situatie aan van vóór de Europese kolonisatie. (2) De verspreiding in Nieuw-Zeeland heeft betrekking op de in de 18de eeuw uitgestorven *Cygnus sumnerensis*. Naar talrijke bronnen.
Geographical distribution of swans *Cygnus*. Notes: (1) The distribution of the Trumpeter Swan *Cygnus buccinator* is approximately that in the period prior to the European colonisation. (2) The distribution in New Zealand refers to *Cygnus sumnerensis*, extinct in the 18th century. After numerous sources.

6. *Cygnus columbianus* (Ord)
incl. *C. c. columbianus* (Ord)
C. c. bewickii Yarell
7. *Coscoroba coscoroba* (Molina)

Toendrazwaan
Fluitzwaan
Kleine Zwaan
Coscoroba

Noord-Amerika, Eurazië
Noord-Amerika
Eurazië
Zuid-Amerika

Holarctisch gebied: twee superspecies, drie of vier soorten (4, 5, 6) in boreale en noordelijke toendraklimaatgebieden.

Palaearctisch gebied: één soort (1) in gematigde en steppenklimaatgebieden.

Zuid-Amerika: twee soorten (3, 7) in gematigde en koude zuidelijke gebieden.

Australië: één soort (2) in niet-tropische gebieden.

3. Vraagstelling

Behalve in Antarctica komen zwanen in alle continenten voor. Met uitzondering van de Coscoroba, die ook wel als een reusachtige witte fluit- of boomeend *Dendrocygna* wordt beschouwd, bestaat er geen twijfel over welke vogel wel of niet als een zwaan moet worden aangemerkt. Het verkleed is bij de meeste soorten wit, soms wit en zwart, soms bijna geheel leizwart. De structuur en kleur van het gebied tussen snavel en oog, die het uiterlijk van het zwanengezicht bepalen, zijn opvallend en voor iedere soort kenmerkend. Er is geen verschil in verkleed tussen mannetjes en vrouwtjes. De donsjongen zijn, anders dan bij ganzen en eenden, effen lichtgrijs of wit. Zwanen zoeken meestal zwemmend naar diep ondergedoken waterplanten, maar kunnen, na uitputting of eutrofiëring van hun traditionele foerageergebieden in ondiepe wateren, sedert het midden van deze eeuw bij ons en in Engeland ook regelmatig grazend op graslanden en afgeoogste landbouwgronden worden aangetroffen (POORTER 1991). Zij zijn meer gebouwd op 'grondelen', met de hals diep onder water reikend naar de bodem, dan op lopen, dat eerder onelegant dan mooi is en het meest voorkomt bij de op de lage toendra broedende Kleine Zwanen en Fluitzwanen. De onderlinge afhankelijkheid van Kleine Zwanen en ondergedoken fonteinkruiden (speciaal *Potamogeton pectinatus*), voor het eerst in Nederland vastgesteld door Brouwer & Tinbergen (1939), is een veelbelovend onderwerp van onderzoek geworden naar 'co-evolutionaire processen binnen herbivore relaties'. Dit betreft zowel de wintergebieden als de cruciale voedselgebieden in de noordelijke rustplaatsen na de eerste etappe van de grote voorjaarstrek (Witte Zee) (KLAASSEN & VAN VIERSEN 1996, MIDDELBURG, MOOIJ & VAN DER PUTTEN 1997).

De zoögeografische vragen kunnen op een of meer van de volgende wijzen worden benaderd.

(a) **Taxonomie:** de studie van de onderscheiding van geslachten en soorten en hun onderlinge verwantschap vormt de grondslag voor alle zoögeografische beschouwingen, in dit geval uitmondend in een theorie inzake de systematiek van zwanen. Kernvraag is of alle zwanen (uitgezonderd *Coscoroba*) tot één geslacht (*Cygnus*) behoren, of dat er sprake is van vier genera: *Zygnus*, *Chenopsis*, *Sthenelides*, *Olor*. Voorts moet worden vastgesteld hoeveel superspecies, soorten en ondersoorten onderscheiden zouden moeten worden.

(b) **Historische zoögeografie:** de theorieën inzake een verband van de huidige geografische verspreiding met het verloop van de geologische geschiedenis van de aarde. Wat de zwanen betreft, zouden hun verspreidingsgeschiedenissen

in de totale faunageschiedenis van alle continenten moeten worden ingepast.

(c) **Oecologische zoögeografie:** de studie van de mate waarin huidige oecologische omstandigheden de grenzen van de verspreiding bepalen. Zijn het in dit geval de tegenwoordige oecologische en niet de directe gevolgen van historisch-zoögeografische omstandigheden die de huidige verspreiding van de zwanen hebben vormgegeven?

(d) **Causale zoögeografie:** een synthese van (b) en (c), de studie van de rol van de invloed van de aardgeschiedenis en de oecologische omstandigheden op de verspreidingsprocessen in het verleden en het heden. Wat zwanen betreft, kunnen bijvoorbeeld de vragen worden gesteld waardoor deze vogels in de tropen ontbreken en waardoor er thans van het type Knobelzwaan wel een vertegenwoordiger in de Oude Wereld en niet in de Nieuwe Wereld voorkomt. Het is opvallend, dat er geen zwanen in tropische gebieden voorkomen. Er zijn in de tropen wel allerlei andere grote en opvallende watervogels, maar dat zijn viseters en geen grondelaars of grazers. Zouden de lange zwanennekken onder water en de grote nesten in moeras en op de waterkant te kwetsbaar zijn tegenover predatoren als krokodillen, slangen en de verscheidenheid van zoogdieren? Maar hoe kan de oorzaak van het ontbreken van zwanen in de tropen worden aangetoond of getest? Het feit dat geen van de huidige zwanen bij een fotoperiodiciteit van de tropen gaat broeden (KEAR & MURTON 1976) is in dit verband een belangwekkende vaststelling, maar levert geen antwoord op de gestelde vraag. Als onderwaterherbivoren zou de voedselniche van de zwanen in de tropen door duikeenden van het geslacht *Netta* worden ingenomen (KEAR & MURTON 1976).

4. Taxonomie van zwanen

Cygnus cygnus, *C. buccinator* en *C. columbianus* vormen de groep van 'zingende zwanen' of 'zangzwanen'. Hun luchtpijp (*trachea*) verloopt eerst over een uitgegroeiende symfyse van het sleutelbeen (*furcula*) heen, maakt vervolgens een grote lus in een holte in de kam van het borstbeen om pas daarna terug te keren en onder het sleutelbeen door de weg naar de longen te vervolgen (afbeeldingen bij YARELL 4, 1884-1885: 314, 320-321, 323, BANKO 1960: 66-67, HUMPHREY & CLARK 1964: 198, THOMSON LANDSBOROUGH 1964: 834, CAMPBELL & LACK 1985: 606). Hierdoor ontstaat een soort jachthoorn binnen een resonerende ruimte waarmee deze zwanen kunnen 'zingen' of trompetten. Het extreem daarvan wordt bereikt bij de Trompetzwaan. De andere, niet-zingende zwanen hebben een direct naar de borstholte verlopende luchtpijp en missen daardoor een resonantieapparaat. Zij heb-

ben zachte, fluisterende of piepende stemmen en kunnen alleen sissen en zijn verder vrijwel stom, zoals de wat overdreven Engelse naam *Mute Swan* ('stomme zwaan') voor de Knobbelzwaan aangeeft.

Op grond van dit alles onderscheidde Alexander Wetmore (1951) een apart geslacht voor de circumboreale en arctische zangzwanen (*Olor*) en beperkte hij de naam *Cygnus* tot de Knobbel-, de Zwarthals- en de Zwarte Zwaan. Deze zouden eerder 'als zwanen vormend', dan als 'echte zwanen' moeten worden beschouwd. Het DNA-onderzoek van Charles G. Sibley & Jon E. Ahlquist, samengevat in hun volumineus werk *Phylogeny and classification of birds* (1990), geeft geen uitsluitel over de plaats van *Cygnus/Coscoroba* te midden van andere *Anatidae*, maar in het nog omvangrijker overzicht *Distribution and taxonomy of birds of the world* van Sibley & Burt L. Monroe, Jr. (1990) worden alle zwanen (uitgezonderd *Coscoroba*) in één genus (*Cygnus*) gerangschikt. *Coscoroba* is daarin een zwaan, geen gans of eend. In een brief van 1996 aan de auteur noemt Sibley *Coscoroba* de zustergroep van *Cygnus* en *Olor* samen.

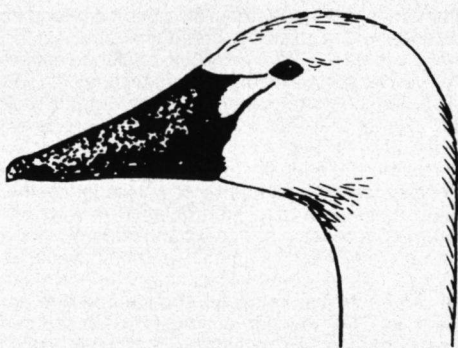
5. Kleine zangzwanen

De Fluitzwaan *Cygnus columbianus* is een nearctische zwaan, die in laaggelegen pan-arctische toendra's van Canada en Alaska broedt bij juli-temperaturen van 9° - 2° C, lager dan bij de Kleine Zwaan (PLOEGER 1968). De verspreiding en de status van deze zwaan zijn mooi beschreven door W.W.H. Gunn in *Hinterland Who's Who, Whistling Swan* van de *Canadian Wildlife Service* (1979).

De Kleine Zwaan *Cygnus bewickii* is een palaearctische zwaan, die in laag-arctische kusttoendra's van Rusland en Siberië broedt bij juli-temperaturen van 12° - 5° C (PLOEGER 1968).

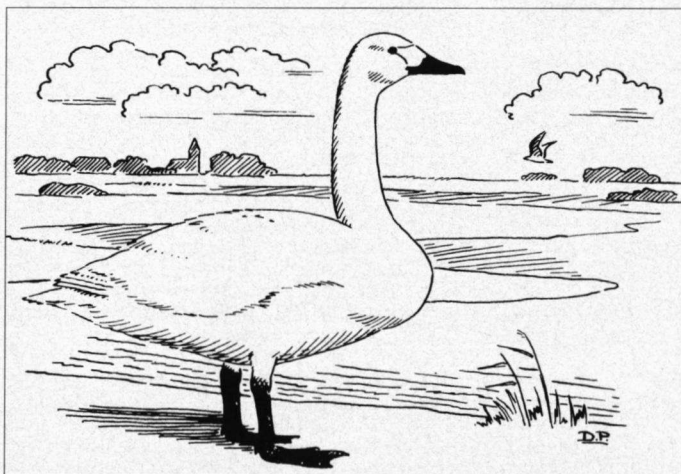
Samen vormen zij een circumpolair verspreide, holarctische soort, die in 1983 in de *American Ornithologists' Union's Check-list of North American birds* (6th ed.) Toendrazwaan werd genoemd. Een aantal auteurs spreekt liever van een superspecies (DELACOUR & MAYR 1945, STEPANJAN 1983).

Deze zwanen verschillen in uiterlijk alleen door de snavelkleur. Bij de Fluitzwaan is de snavel



Fluitzwaan. Whistling Swan. *Cygnus columbianus*.
D.M.C. Poppe del.

zwart met een heel klein geel vlekje vóór het oog. Bij de Kleine Zwaan is de snavel opvallend geel door een grote gele vlek aan de snavelbasis. De snavelkleur van de Fluitzwaan vertoont nauwelijks variatie. Hooguit kan het gele vlekje vóór het oog afwezig zijn. Het geel-zwart patroon van de Kleine Zwaan daarentegen vertoont een grote mate van variatie met patronen die, voor zover bekend, bij elke vogel levenslang constant blijven. Sir Peter Scott van de *Wildfowl Trust in Slimbridge*, Gloucestershire, Engeland, was in staat aan de hand van de zwartgele patronen van de snavelbasis van de sinds februari 1964 jaarlijks in zijn vijvers (*Swan Lake*) overwinterende Noord-Russische en West-Siberische Kleine Zwanen een soort burgerlijke stand met registratiekenmerken samen te stellen. Na een eerste poging in 1966 (SCOTT 1966) waren in 1970 van 1073 individuele Kleine Zwanen de snavels beschreven en getekend. Indrukwekkende tekeningen van veertig Kleine Zwanen, elk met zijn eigen, veelal romantische naam (bijvoorbeeld *Froggy*, *Orange Pekoe*, *Colonel*, *His Lady*, *Cleopatra*, *Primrose*) zijn in kleuren gereproduceerd in de brochure van Peter & Philippa Scott, *The wild swans of Slimbridge* (1970), later vervolmaakt door dochter Daffila K. Scott. In Engeland getekende snavels zijn



Kleine Zwaan. Bewick's Swan.
Cygnus bewickii.
D.M.C. Poppe del.

later door onder anderen Dafila Scott herkend bij zwanen in de Russische broedgebieden. Aan de hand van de snaveltekening zijn boeiende aspecten van de sociale en de populatiebiologie en van de broed- en wintergebieden van individuele Kleine Zwanen aan het licht gekomen (EVANS 1979A, 1979B, DAFILA K. SCOTT 1981). Tegenwoordig worden de trekbewegingen en de sociale samenhang bovendien nog geregistreerd met satelliettelemetrie, wat ongedachte resultaten oplevert (KLAASSEN & VAN VIERSSSEN 1996). In dit verband komt de vraag aan de orde naar de functie van de snavelkleur. Ligt de nadruk op de herkenning van individuen of van populaties of hebben de kleuren een andere zin? En hoe zien eventuele tussenvormen of bastaarden van Kleine en Fluitzwanen eruit? Een intermediaire snaveltekening van mogelijke bastaarden wordt beschreven door Evans & Sladen (1980).

Zijn de enkele in de winter in Nederland en Engeland te midden van geelsnavelige Kleine Zwanen waargenomen en gefotografeerde zwanen met bijna volledig zwartgekleurde snavels Fluitzwanen of bastaarden of vertonen deze vogels het extreem van de individuele variatie van de Kleine Zwanen (zie EVANS & SLADEN 1980, MULLIÉ 1980, GANZENWERKGROEP NEDERLAND/BELGIË 1987, DE BRUIN & KLUNDER 1997, 1998)?

In gedrag en stem verschillen de Fluitzwaan en de Kleine Zwaan nauwelijks (REES, BOWLER & BEEKMAN 1997).

Tot voor kort leek het, dat in het verbindingsgebied tussen Noord-Amerika en Azië, in Noord-oost-Siberië, geen zwanen voorkwamen. In ieder geval kon P.L. Ploeger in zijn proefschrift over *Geographical differentiation in arctic Anatidae as a result of isolation during the Last Glacial* (1968) postuleren, dat Kleine Zwanen de Laatste Ijstijd hebben overleefd in laaglandtoendra's in het midden van Europa en West-Siberië en dat Fluitzwa-

nen een ijstijd-refugium in de Noordoost-Canadese archipel ten noorden van het toen alles overheersende landijs hebben gehad. Het zuidelijke Beringzegebied ('Beringland' tijdens de ijstijden), waar Kleine en Fluitzwanen elkaar na de Laatste Ijstijd moeten hebben ontmoet, leek thans slechts spaarzaam door zwanen bewoond te zijn. Er werd verondersteld dat dit mogelijk het gevolg was van langdurige vervolging door de mens in de dunbevolkte noordelijke kuststreken en vooral in de dicht bevolkte Chinese en Japanse doortrek- en overwinteringsgebieden.

Over het voorkomen van zwanen oostelijk en westelijk van de huidige Beringstraat wordt thans door Russische auteurs vermeld dat in de noordelijke kusttoendra van het Chukotsky Schiereiland (Chukotka), Noordoost-Siberië, broedplaatsen zijn gevonden zowel westelijk (Kleine Zwaan) als oostelijk (Fluitzwaan) van de Koljuchinskaja Baai (KISTCHINSKI 1988, KONDRATIEV 1991: 56-61 en 167-171). Aan deze baai werd in 1974 een gemengd paar met vier donsjongen waargenomen (KISTCHINSKI, ZLOTIN & FLINT 1975).

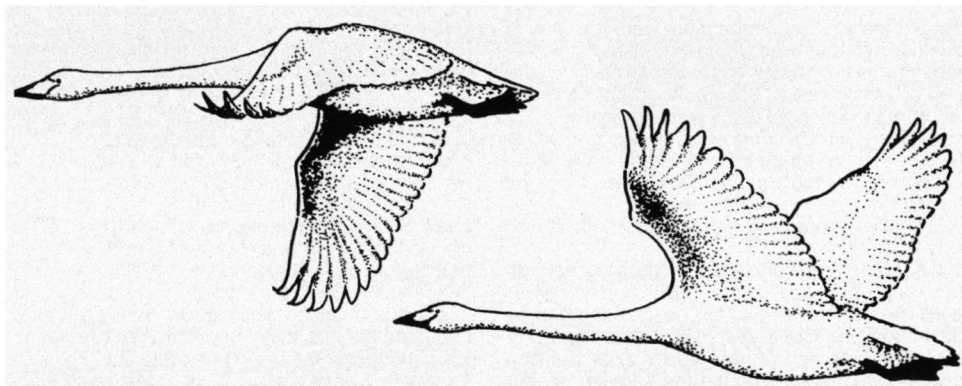
Als doortrekker en wintergast is de geelsnavelige Kleine Zwaan niet bekend van Oost-Siberië (P. TOMKOVICH IN LITTERIS 1997). Aan de Amerikaanse kant zijn Kleine Zwanen als dwaalgasten vastgesteld op Adak, Aleoeten Eilanden, in Alaska, Oregon (met twee jongen, gepaard met Fluitzwaan, te midden van 4.000 Fluitzwanen) en Californië (intermediaire snaveltekening) (EVANS & SLADEN 1980, ROBERSON 1980).

Geografische variatie is bij de Canadese Fluitzwaan niet bekend. Bij de Kleine Zwaan is vastgesteld, dat Oost-Siberische vogels mogelijk naar het bezit van grotere snavels neigen, met uitgebreider geel aan de snavelbasis. Eerder zou minder geel en meer zwart (in de richting van de Amerikanen) zijn verwacht. Van de erkenning van een Oost-Siberische ondersoort *C. columbianus*

Wilde Zwaan. Overwinterend op open zoet water op Honshu, Midden-Japan.
Foto: Teiji Saga, met Hasselblad camera.

Whooper Swan. Wintering on open fresh water in Honshu, main island of Japan.
Photographed by Teiji Saga with Hasselblad camera.





Wilde Zwaan. Whooper Swan. *Cygnus cygnus*.

D.M.C. Poppe del.

jankowskii Alpheraky is volgens alle Russische auteurs en de samenstellers van *Birds of the western palearctic* (CRAMP 1977) en *BWP Update* (OGILVIE 1 (2) 1997) geen sprake meer. In tegenstelling tot vroegere bevindingen is in recente tijd geconstateerd dat in Japan overwinterende Kleine Zwanen gemiddeld veel meer zwart in de snavel bezitten dan de Kleine Zwanen uit West-Europa. Dit wordt in verband gebracht met de mogelijke invloed van Amerikaanse Fluitzwanen op de samenstelling van de kleine-zwaanpopulatie onmiddellijk westelijk van de Beringstraat (D.K. SCOTT 1981). Mogelijk hebben zich in Oost-Siberië recente veranderingen binnen de zwanenpopulaties voorgedaan.

Aan het westelijke front lijkt het aanbod van zetmeelrijke plantendelen voor Kleine Zwanen in hun West-Europese wintergebieden cruciaal te zijn voor het overleven van de westelijke populatie van de Kleine Zwaan in onze tijd (RENSSEN 1972, TIMMERMAN SR. 1977, POORTER 1991, DIRKSEN, BEEKMAN & SLAGBOOM 1991: 228-237, BEEKMAN, VAN EERDEN & DIRKSEN 1991: 238-248).

6. Grote zangzwanen

De Wilde Zwaan *Cygnus cygnus*, waarvan de meer kenmerkende naam 'Hoelzwaan' ten onrechte in de vergetelheid is geraakt, en de Trompetzwaan *Cygnus buccinator* vormen een soortenpaar, dat zoögeografisch vergelijkbaar is met dat van de Kleine Zwaan en de Fluitzwaan. In vorm en uiterlijk zijn zij vrijwel gelijk aan die van de kleine zangzwanen, maar zij zijn groter en in lichaamsgewicht respectievelijk ongeveer 169% (♂) en 140% (♀) (Oude Wereld) en 168% (♂) en 152% (♀) (Nieuwe Wereld) van de kleine zangzwanen (gegevens volgens SCOTT 1972: 21) met wie zij in hetzelfde continent voorkomen en hebben een relatief zwaarder gebouwd driehoekig snavelprofiel. De luchtpijp (*trachea*) van de grote zangzwanen maakt een grotere lus in het borstbeen dan bij de kleine zangzwanen en verloopt bij de Trompetzwaan zelfs bijna in een dubbele lus, waardoor de ruimte die in het borstbeen moet worden gemaakt tot in de buikholte uitpuilt. Daardoor is de stem van de grote zangzwanen, met name die van de Trompetzwaan, sterker, dieper en lager van toon dan bij de kleine zangzwanen. Schuilt hier een functioneel verschil in van de draagwijdte van het geluid in respectievelijk de

winderige, open toendra en de meer gesloten bosgebieden? De verlenging van de luchtpijp en de uitbreiding van de holle ruimten in het borstbeen vinden pas in de loop van het eerste levensjaar plaats.

De verspreiding van de grote zangzwanen is als die van de kleine zangzwanen, circumglobaal in de Oude en de Nieuwe Wereld, maar zuidelijker, voornamelijk in de boreale naaldbosgebieden en koude regenwouden. Alleen tijdens een uitzonderlijk warm voorjaar, wanneer Wilde Zwanen ver noordelijk doordringen, kunnen de broedgebieden van de Wilde en de Kleine Zwaan in de Siberische struiktoendra elkaar bereiken (YU N. MINEYEV 1991, in OGILVIE 1 (2) 1997). De broedgebieden van de Trompetzwaan en de Fluitzwaan bereiken elkaar in Canada nooit.

De Wilde Zwaan heeft een grote, overwegend gele snavel, die een geringe mate van geografische variatie vertoont: relatief meer geel in Oost-Azië en relatief minder geel in West-Europa (BRAZIL 1981). Van zijn broedgebied en zijn leven is de laatste tijd veel bekend geworden (REES, EINARSSON & LAUBEK 1997). De Wilde Zwaan heeft een zeer groot broedgebied van IJsland tot Oost-Siberië. Zijn broedgebied is in onbekende, maar stellig ernstige mate door de mens aangetast. In 1995 en 1996 broedde hij gelukkig weer met succes op verscheidene plaatsen in Duitsland (DEUTSCHMANN 1997).

De Trompetzwaan had eveneens een groot areaal, van Alaska, dwars door het Noord-Amerikaanse continent tot ver in het Midden-Westen, Iowa, Missouri en Indiana (R.H. MACKAY, *Hinterland Who's Who, Canadian Wildlife Service* 1975) en bewoonde in pre-koloniale tijd stellig nog meer gebieden. Hij was aan het begin van deze eeuw, als gevolg van de ongebreidelde jacht door Europese kolonisten, aan de rand van uitsterven (BANKO 1960, SURVIVAL SERVICE COMMISSION RED DATA BOOK, IUCN, ICBP, 1986 en MCKELVEY, MCCORMICK & SHANDRUK 1988). Zijn kerngebieden zijn thans Alaska, zuidelijk Yukon, Noordwest-Alberta en de Rocky Mountain dalen in Montana, Idaho en Wyoming. Daarvan wordt een prachtige foto-reportage gegeven door CHARLES A. BERGMAN & ART WOLFE (1985). Er worden pogingen in het werk gesteld Trompetzwanen in oostelijk Canada (Ontario) te reintroduceren door eieren uit Alberta in de nesten van verwilderde Knobbelzwanen on-

der te brengen. Zodoende moet wederom een in de oostkuststaten van Noord-Amerika overwinterende populatie worden verkregen. Gelijktijdig zouden de allochtone Knobbelzwanen daar moeten worden geëlimineerd. De Trompetzwaan is bij de verdediging van zijn nest een geweldenaar, maar tegen een in de Copper River Delta in Alaska op nestroof uit zijnde Bruine/Grizzly Beer bleek hij niet te zijn opgewassen (HENSON & GRANT 1992).

Wat bij de grote zangzwanen opvalt zijn de volgende situaties:

(a). Door hun zuidelijker ligging worden de broedarealen van de grote zangzwanen efficiënter door de oceanen van elkaar gescheiden dan bij de noordelijker Toendrazwanen, zodat zoögeografische argumenten om bij deze vogels van één circumpolair verspreide soort te spreken minder sterk zijn. *Cygnus cygnus* en *C. buccinator* worden daarom meestal niet als ondersoorten van één soort, maar als de componenten van één superspecies beschouwd. De argumentatie hiervoor is evenwel eerder subjectief dan formeel verschillend van de situatie bij de Toendrazwanen.

(b). Tegen het veel voorkomende verschijnsel ('regel') van Bergmann in, zijn de noordelijke zangzwanen kleiner en lichter van gewicht dan de zuidelijke zangzwanen. In plaats van problemen met de warmteregeling (een kleiner lichaam verliest relatief meer warmte dan een groter lichaam) zouden de zwanen problemen met de voedselvoorziening kunnen hebben (minder plantaardig voedsel aanwezig in toendragebieden dan in naaldbosmoerassen en een kleiner lichaam vraagt minder voedsel). Op dit punt zou oecologisch-energetisch onderzoek in de broedgebieden uitkomst kunnen brengen.

(c). De Oude Wereld wordt door geelsnavelige, de Nieuwe Wereld door zwartsnavelige zwanen bewoond. Is hier sprake van een oorspronkelijke, uit Zuid-Amerikaanse wortels stammende zwartsnavelige Nieuwe Wereld-soort en een afgeleide geelsnavelige Oude Wereld-soort, die zich ieder in een grote zuidelijke en een kleinere noordelijke vorm heeft ontwikkeld? De huidige geografische differentiatie zou dus even goed oost-west als

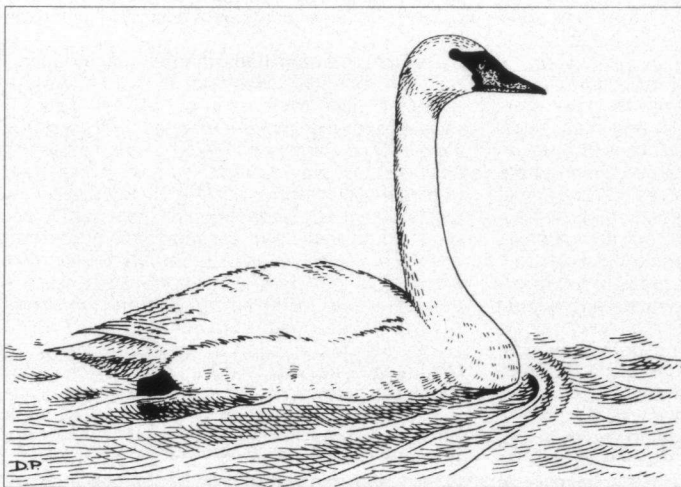
zuid-noord kunnen hebben plaatsgevonden. Dit moet alles ver vóór de grote bevolkingsaanwas van de mens zijn gebeurd, zodat van enige negatieve invloed van de mens op de massaal ruiende zwanen en dus op de verspreiding van de zwanen in die tijd geen sprake kan zijn geweest.

Overeenkomstige vragen komen ook bij andere vertegenwoordigers van de *Anatidae* aan de orde. De zoögeografische oplossing daarvan wordt bepaald door de geografische, klimatologische en oecologische omstandigheden die gedurende de Laatste IJstijd in het Beringstraatgebied hebben geheerst. Werden de toendra's en de subarctische of boreale bosgebieden van de Beringlandbrug in de Laatste IJstijd wel door zwanen bewoond? En waren deze van het kleine arctische type (*co-lumbianus-bewicki*) of het grote boreale type (*buccinator-cygnus*) of kwamen beide typen voor?

7. Knobbelzwaan

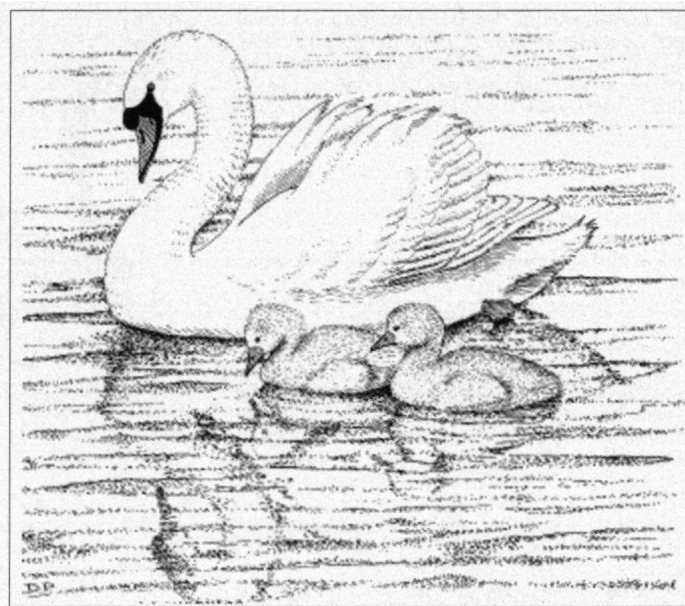
De Knobbelzwaan *Cygnus olor* is van een ander type dan de zangzwanen. Met zijn sierlijk gebogen hals, zwarte voorhoofdsknobbel op rode snavel en bij agitatie als scheepswanden opgericht vleugels, is hij het symbool van witte elegantie en kracht. Hij is de zwaan waarop het ballet van de in uiterste schoonheid stervende zwaan is gebaseerd.

In zijn meer dan bij de andere Oude Wereld zwanen opvallende, sterk verbrokkelde verspreiding in Midden-Azië en Europa zijn de gevolgen van eeuwenlange jachtdruk duidelijk herkenbaar. In de etensresten van vroegere mensen komen botten van Knobbelzwanen talrijk voor. In Europa is de Knobbelzwaan gered door een Engelse proclamatie uit de 12de eeuw, waarin de Knobbelzwaan als *royal game* wordt aangewezen en Knobbelzwanen in Groot-Brittannië koninklijk bezit zijn (TICEHURST 1924, BANNERMAN 6, 1957). Dat heeft door nabootsing of navolging zijn uitwerking in continentaal Europa niet gemist. Het aantal half of geheel gedomesticeerde of als siervogel in vijvers gehouden Knobbelzwanen in Europa nam sindsdien toe. Knobbelzwanen werden kostbare geschenken en het vlees werd bij vorstelijke



Trompetzwaan. Trumpeter Swan.
Cygnus buccinator.
D.M.C. Poppe del.

Knobbelzwaan. Mute Swan.
Cygnus olor.
D.M.C. Poppe del.



banketten hoog gewaardeerd (BOURNE 1981). Be- roemd is de zwanenkolonie van Abbotsbury in Dorset, Engeland, gesticht of beschermd se- dert 1023, die thans nog bijna duizend vogels telt.

Wilde Knobbelzwanen bleven niettemin schaars of waren moeilijk van parkzwanen te onderschei- den. Pas in de loop van de 20ste eeuw zijn zij in Europa toegenomen. Allereerst in Zweden (MA- THIASSON 1973) en Denemarken (RUITENBEK & AN- DERSEN-HARILD 1978), na omstreeks 1950 ook el- ders in de laaglanden en ondiepe kustwateren van West-Europa (MÖRZER BRUYN 1961). Er zijn geen grote predatoren meer van broedende of ruiende zwanen en de jacht is, behalve in gevallen van extreme schade, afgeschaft (doch zie ESSELINK & BEEKMAN 1991: 110-119). Zij worden in Europa nau- welijks meer gegeten. Er zit ook geen heldhaftig avontuur in om op Knobbelzwanen van welke her- komst ook te jagen en een aangeschoten, bloe- dende zwaan is een even droevig gezicht voor jagers als voor niet-jagers.

Er mag worden verondersteld dat Knobbel- zwanen in de gematigde streken en steppenge- bieden van de gehele Palaearctis van huis uit tal- rijke en wijdverspreide watervogels zijn geweest. Hun voorkomen in Midden-Azië baart door de jacht of vangst van broedende en ruiende vogels in deze tijd nog steeds grote zorg. Knobbelzwanen zijn in Midden-Azië een bron voor consumptie door de mens. Een evaluatie van het huidige voor- komen in Europa is te vinden in de *Atlas of Ana- tidæ populations in Africa and western Eurasia* (SCOTT & ROSE 1996: 45-49). In Noord-Amerika heeft de Trompetzwaan *Cygnus buccinator* binnen nau- welijks driehonderd jaar van Europees kolonisme hetzelfde lot ondergaan als in Eurazië de Knob- belzwaan in vele eeuwen.

De vraag kan worden gesteld waardoor de Knobbelzwaan wel in Eurazië, maar niet in Noord- Amerika leeft. Komt dit door verschil in interactie

van de Wilde Zwaan (Eurazië) en de Trompetzwaan (Noord-Amerika) met de Knobbelzwaan? De fos- siele *Cygnus paloregonus* Cope 1878 het Pleistocene van Oregon wordt, als de determi- natie en de interpretatie juist zijn, als een grote Noord-Amerikaanse vertegenwoordiger van de Knobbelzwaan beschouwd (HILDEGARDE HOWARD 1964: 262-264). Op het ogenblik nemen de grote langhalzige vormen van de Canadagans *Branta canadensis canadensis* en *B. c. maxima*, ook als wilde parkvogel, in Noord-Amerika als het ware de plaats van de Knobbelzwaan in. Of de ontwik- keling van de Canadaganzen in de richting van zwanen is gegaan, of dat deze ganzen het uit- sterven van zwanen van het knobbelzwaantype in Noord-Amerika hebben bevorderd en zich daarna nog sterker in de richting van zwanen hebben ontwikkeld, is niet meer na te gaan. In ieder geval ligt hier een boeiend probleem op het gebied van de causale zoögeografie. Zeker is het, dat de uit Europa ingevoerde Knobbelzwanen het in de huidige Noord-Amerikaanse cultuurland- schappen hebben uitgehouden, zij het, dat zij zich niet overdadig hebben vermeerderd: oostelijke Verenigde Staten (New York, Rhode Island, Mas- sachusetts, Maryland, Delaware), Midden-Wes- ten (Michigan, Minnesota, Missouri, Wisconsin, Wyoming) en zuidelijk Canada (Ontario, Saskatche- wan, British Columbia, PALMER 2, 1976, LEVER 1987: 24-28, REEVES, 1989, CONOVER & KANIA 1994, PRICE, DROEGE & PRICE 1995).

Voor de introductie van de Knobbelzwaan op het Zuidelijk Halfrond, zie het volgende hoofdstuk over de zuidelijke zwanen.

8. Zuidelijke zwanen

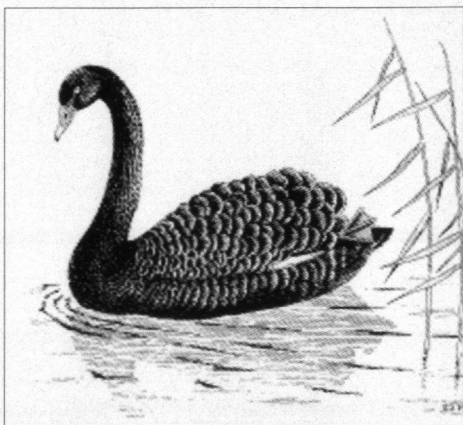
Volledig door de tropen van de noordelijke zwa- nen gescheiden, leven in zuidelijk Zuid-Amerika de Zwarthalszwaan *Cygnus melanocorypha* en in Australië de Zwarte Zwaan *Cygnus atratus*. Beide behoren tot het type van de Knobbelzwaan, zijn

aanzienlijk kleiner dan deze en vertonen opvallende overeenkomsten in gedrag met de Knobbelzwaan. Zij zijn agressief en broeden soms in kolonies van tientallen tot meer dan honderd nesten. Ook in oecologisch opzicht lijken deze zwanen meer op Knobbelzwanen dan op de andere zwanen.

De studie van Zwarthalszwanen in het wild heeft intussen duidelijk gemaakt, dat deze soort in het uiterste zuiden van Zuid-Amerika broedt in laaggelegen moerasgebieden. Zij zoeken zwermend hun voedsel, broeden in losse kolonies en zijn daar ook onderling uitermate agressief. In een Zuid-Chileense broedplaats ging 83% van de kuikens door territoriale en andere agressie verloren (SCHLATTER, SALAZAR, VILLA & MEZA 1991).

De studie van de Zwarte Zwaan in het wild is dank zij onderzoekers van de *Division Wildlife Research* van de *Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization* (CSIRO) (FRITH 1967, BRAITHWAITE 1970 en 1977-1982) veel verder gevorderd. Zwarte Zwanen behoren met de eierleggende zoogdieren en de kangoeroes tot de faunistische anomalieën van *down-under*. Zwarte Zwanen worden door sterk publiek sentiment beschermd, hoewel zij net als Knobbelzwanen problemen kunnen opleveren als veroorzakers van gras- en gewasschade.

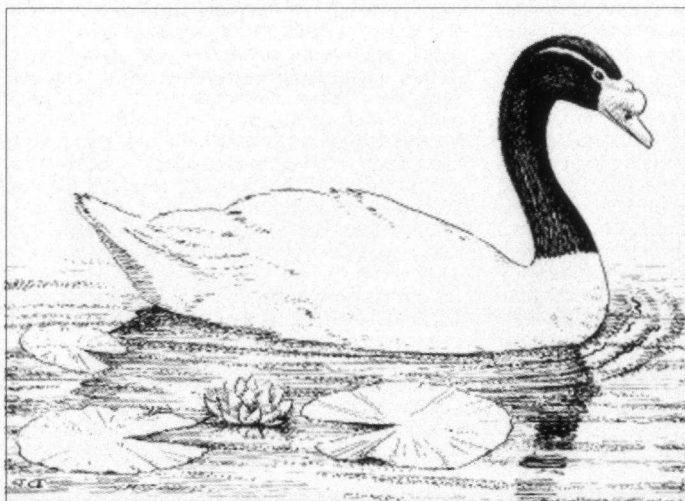
Hoe al deze zwanen van zuid naar noord of omgekeerd de nadelen of gevaren van de tropen hebben overwonnen is niet bekend en is nauwelijks meer te achterhalen. Of de zuidelijke zwanen ooit via een late Gondwanalandverspreiding met elkaar hebben samengehangen is onzeker, maar wel waarschijnlijk. Het voorkomen van een tussen 1590 en 1690 uitgestorven reuzen zwarte zwaan *Cygnus sumnerensis* (FORBES 1889) in Nieuw-Zeeland doet een oorspronkelijke zuidelijke circumglobale verspreiding van zwanen wel vermoeden. Na het verdwijnen van de reuzen zwarte zwanen onder de hand van Maori-jagers in de 18de eeuw in Nieuw-Zeeland (DAWNAY, in SCOTT 1972: 169), werden zowel de Zwarte Zwaan (1864) als de Knobbelzwaan (1866) in Nieuw-Zeeland ingevoerd (WODZICKI 1965, LEVER 1987: 29-31).



Zwarte Zwaan. Black Swan. *Cygnus atratus*.
D.M.C. Poppe del.

De Zwarte Zwaan is inmiddels de algemeenste en meest verspreide grote zoetwatervogel van Nieuw-Zeeland geworden. De Knobbelzwaan is er veel plaatselijker gebleven en meer beperkt tot vijvers en meren en gedraagt zich in Nieuw-Zeeland alsof hij nog een Engelse ornamentale parkvogel was. Harry J. Frith (CSIRO, 1968: 107) acht het onwaarschijnlijk dat Knobbelzwanen zich in de aanwezigheid van Zwarte Zwanen in Nieuw-Zeeland zullen kunnen uitbreiden. De Zwarte Zwaan is hier en daar in de wereld als ontsnapte vijvervogel op beperkte schaal ongemerkt ingevoerd, ook in Nederland (TEIXEIRA 1996). Blijvende vestigingen zijn er nauwelijks door ontstaan.

Ook in Zuid-Afrika heeft de Knobbelzwaan zich sedert rond de eeuwwisseling plaatselijk gevestigd. Twee zwanen zouden zijn weggevoegen van een schip in moeilijkheden bij Kaap Saint Francis ten zuiden van Humansdorp (HEINECKEN 1970). Maclean, in *Roberts' Birds of South Africa* (5th ed., 1985: 1979) vermeldt evenwel *probably extinct*. Bestaan er dus toch oecologische moeilijkheden voor het leven van Knobbelzwanen op



Zwarthalszwaan. Black-necked Swan. *Cygnus melanocorypha*.
D.M.C. Poppe del.

het Zuidelijk Halfrond, of heeft de mens hem verdreven?

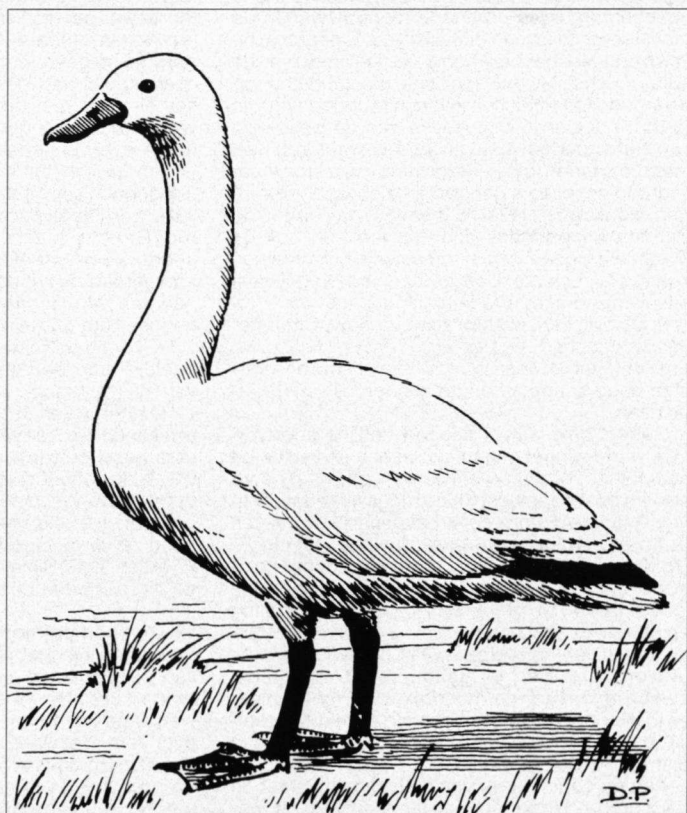
9. Coscoroba, het buitenbeentje

De naam *Coscoroba* is klaarblijkelijk afgeleid van de vliegroepe van deze vogel, *cos-có-ro-ya* (JOHNSON 1, 1965: 180) en de agressieve roep *cos-cor-oo* (SCOTT 1972: 7). De *Coscoroba* bewoont in Zuid-Amerika hetzelfde gebied als de Zwarthalszwaan, maar is aanzienlijk schaarser (JOHNSON 1965, VAZ-FERREIRA & RILLA 1991: 272-277). Hij is een vogel van kustmoerassen en komt buiten de broedtijd vaak samen met Zwarthalszwanen voor (CRAWSHAY 1907), maar zoekt in tegenstelling tot deze ook op het land voedsel.

De *Coscoroba* *Coscoroba coscoroba* lijkt meer op een grote, slungelige, langhalzige witte reuzeneend, dan op een gedistingeerde zwaan. Hij heeft een onschuldig eendengezicht waarin de voor zwanen kenmerkende kale plekken tussen snavel en oog ontbreken en het oog is door mooie witte veren omgeven. Hij is ook de enige in het witte-zwanengezelschap die zwarte vleugelpunten heeft. Wanneer het waar is, dat hij toch een echte zwaan is, zoals Sibley & Ahlquist (1990) op grond van vergelijkend DNA-onderzoek beweren en niet een uit de kluiten gewassen witte fluit-eend *Dendrocygna*, zoals Delacour & Mayr (1945: 10) vermoeden, dan blijft hij toch een gans- of eendachtige 'zwaan', een eenling en een buitenbeentje in de 'zwanenfamilie', een vogel, die op weg was

een zwaan te worden, maar halverwege is blijven steken. In hun uitvoerige osteologische onderzoeken vonden Verheyen (1953: 426) en Woolfenden (1961: 103) dat de *Coscoroba* midden tussen gans en zwaan in staat. Uit een vergelijking van mitochondriaal ribosoom RNA bij zwanen, ganzen, *Coscoroba* en fluit-eenden *Dendrocygna* leiden Zimmer *et al* (1994) af, dat *Coscoroba* is afgesplitst vóór de definitieve scheiding van zwanen en ganzen had plaatsgevonden, zodat in een vroeg stadium *Coscoroba* de zustergroep was van alle beginnende zwanen en ganzen samen. In een analyse van 165 detailkenmerken van skelet, luchtpijp en verenkleed komt *Coscoroba* naar voren als de huidige zustergroep van *Cygnus* alleen (LIVEZEY 1996). De donsjongen zijn niet effen wit of grijs, maar hebben een vaag patroon van donkere vlekken en lijken daarin enigszins op ganzen, niet op zwanen. Zodat de *Coscoroba* op suggestieve wijze de plaats aangeeft waar de zwanen vandaan kunnen zijn gekomen: het post-Gondwanagebied op het Zuidelijk Halfrond, toen de verbrokkelde zuidelijke continenten nog zó dicht bij elkaar lagen, dat deze voor zwanen en/of ganzen nog onderling bereikbaar waren.

Onderzoek naar de betekenis van de fotoperiodiciteit voor de broedactiviteit van de huidige zwanen geeft daarvan een bevestiging. Op grond van de eerste eilegdatum in gevangenschap wordt van de primitieve zuidelijke zwanen verondersteld, dat zij zijn ontstaan in een 'mid-high latitude



Coscoroba. Coscoroba. Coscoroba coscoroba.
D.M.C. Poppe del.

temperate zone, misschien in Gondwana (KEAR & MURTON 1976: 85). Dan zouden de Zwarte en de Zwartalszwanen thans de oudste zwanen van de wereld zijn en zou de Knobbelzwaan daarvan een directe noordelijke zijtak zijn. Een type Knobbelzwaan moet dan ook eens in Noord-Amerika hebben geleefd, zoals de fossiele *Cygnus paloregonus* Cope 1878 reeds deed suggereren, want de weg van Gondwana naar het noorden verloopt voor landdieren allereerst over een trans-Amerika-route. Deze theorie houdt in, dat de geweldige noordelijke Trompet- en Wilde Zwanen en hun kleinere arctische verwanten van zuidelijke herkomst zijn en als de meest recente en meest geavanceerde zwanen moeten worden beschouwd. Het vreemde verloop van de luchtpijp, de vervormde symfyse van de *furcula* (sleutelbeen) en de indrukwekkende, luide roep van de zwart- en geelsnavelzwanen zijn dan de laatste verworvenheden van de hele groep van de zwanen.

10. Taxonomie, systematiek, zoögeografie

Via de Coscoroba en de Zwartalszwaan als Zuid-Amerikaans uitgangspunt werd Noord-Amerika bereikt en hebben Knobbelzwanen hun intrede op het Noordelijk Halfrond gedaan. Hoe het daarna met de zwaan is vergaan, staat vooralsnog in een ongeopend boek. Eén ding is zeker, dat zwart- en geelsnavelige zangzwanen een stevige vaste voet in de boreale en arctische fauna hebben verkregen en dat de toendrazwanen de meest recente en avontuurlijkste zoögeografische veroveringen hebben gemaakt. Dat moet in de soms hachelijke oecologische omstandigheden waaronder de arctische zwanen broeden nog zijn terug te vinden. Een analyse van de oecologie van het broeden, trekken en overwinteren van toendrazwanen moet de gevaren van hun naar verhouding recente geografische escapades kunnen blootleggen. Kleine Zwanen zijn onder de zwanen uitzonderlijk doordat van hen ook de mannen broeden: in hun ongasvrije broedgebied kunnen zij zich niet de luxe permitteren het nest onverwarmd achter te laten (KONDRATIEV 1991: 167-171). Ook bij Fluitzwanen zijn broedende mannetjes vastgesteld (PALMER 1976, 2 (1): 85, JOHNSGARD 1978: 44). Het is een voor zwanen bijna onwaarschijnlijke noodmaatregel om te kunnen blijven voortbestaan.

Geheel onverwacht behoort dan de soortvorming van Trompet- naar Fluitzwanen en van Wilde naar Kleine Zwanen evenzeer van zuid naar noord als van oost naar west tot de mogelijkheden. Dan heeft Noord-Amerika eerst zwartsnavelzwanen en Eurazië vervolgens geelsnavelzwanen gekregen. De Kleine Zwaan is dan de meest recente kolonist-avonturier onder de zwanen. Zijn uiteindelijke lot is onzeker. De problemen inzake bescherming en beheer van de broed-, rust- en overwinteringsgebieden van de Kleine Zwaan dienen in dit licht te worden gezien en gehonoreerd. De Kleine Zwaan en na hem de Toendrazwaan, lopen in deze thans door de mens beheerste wereld de grootste risico's, zodat voor hun voortbestaan ernstig dient te worden gewaakt.

Aan de andere kant van de tijdschaal staat de Coscoroba. Hij heeft veel meegemaakt, is ge-

netisch stabiel, maar lijkt oecologisch kwetsbaar en verdient daarom een intensief internationaal beheer.

Er moet worden afgewacht of verdere, verfijnde DNA-finger-printing, dus de taxonomie, deze gewaagde theorie van de geschiedenis, de verwantschap en de systematiek van zwanen steunt. De theorie wordt van meet af aan onderuit gehaald door de beschrijving van een aan de Fluitzwaan *Cygnus columbianus (columbianus)* toegeschreven fossiel opperarmbeen (*humerus*) uit het Boven-Pliocene van Idaho, dus van vóór de pleistocene ijs tijden (MILLER 1948), waarin de meeste gebeurtenissen in de geschiedenis van de zangzwanen hier werden geplaatst. Maar misschien is de soortsplittingsgeschiedenis van de zwanen veel ouder dan in het algemeen wordt aangenomen. Pleistocene vondsten van *Cygnus columbianus* zijn eveneens in Noord-Amerika bekend (MILLER 1948).

Hoe onzeker de taxonomische situatie van de zangzwanen is, wordt geïllustreerd door de veranderende zienswijzen van Johnsgard (Universiteit van Nebraska, Lincoln, Nebraska). In 1974 rangschikte Johnsgard alle zangzwanen in één soort *Cygnus cygnus* (met vier ondersoorten) (JOHNSGARD 1974: 155-161). Vier jaar later, in 1978, splitste hij deze zwanen in vier soorten op (JOHNSGARD 1978).

Taxonomisch is er geen reden om af te wijken van het gebruik alle zwanen in één genus (*Cygnus*) onder te brengen. Alle soorten zwanen sluiten elkaar oecologisch uit. Dit maakt de kans op kruisingen, anders zo frequent bij de *Anatidae*, gering. In gevangenschap zijn alle kruisingscombinaties van de zangzwanen bekend. Zelfs combinaties met de Knobbelzwaan hebben levenskrachtige jongen opgeleverd, tot zelfs in een derde hybride generatie met een Kleine Zwaan (SIBLEY 1938, REES, EINARSSON & LAUBEK 1997: 34). Zoögeografisch hebben de zwanen een avontuurlijke, wereldomvattende geschiedenis achter de rug. Genetisch zijn zij (nog) weinig gedifferentieerd. Zuid-Amerika en vooral Nieuw-Zeeland fungeerden als zoögeografische *eye-openers*. Het noorden van Noord-Amerika en Eurazië bleken de nieuwste ontwikkelingsgebieden te zijn.

In al deze opzichten staan de zwanen als voorbeelden van de zoögeografische geschiedenis van alle *Anatidae*.

Het thema van de 'zuidelijke herkomst' van verschillende als karakteristieke 'noordelijke' bewoners beschouwde watervogelsoorten zal ook bij volgende zoögeografische studies van ganzen en eenden dwingend aan de orde komen. Dan zal er ook gelegenheid bestaan de vondsten en theorieën op dit gebied van auteurs als J. Cracraft, P.V. Rich, C.G. Sibley, G.F. van Tets en anderen in de discussie te betrekken.

11. Zwanen en mensen

Zwanen zijn diep verweven in de geschiedenis van de mensheid (MARY EVANS & ANDREW DAWNAY 1972: 143-166). Het is een wonder, dat zij de eeuwenlange jacht naar hun vlees en veren hebben overleefd. Het waren waarschijnlijk zangzwanen, die in de Europese Middeleeuwse en vroeg-historische mythen, volksverhalen en balladen een magische rol speelden. De 'zwanenmaagden',

'zwanenridders' en 'zwanenprinsen' moeten geen 'stomme' Knobbelzwanen, maar noordelijke zangzwanen met opvallende stemmen en seizoenmatige verschijningen zijn geweest. Zwanen vertellen nog steeds iets over het verleden van mens en zwaan. Zij inspireren onverminderd heden-daagse, vooral westerse kunstenaars. Elders in de wereld hebben zwanen in romantiek en folklore een aanzienlijk minder grote rol gespeeld dan in Europa, China en Japan. De met passie door Teiji Saga (1990) gemaakte foto's van Wilde Zwanen op Hokkaido, Japan, bedolven door de wintersneeuw, en de talrijke andere foto's van Wilde Zwanen in Japan en Europa zijn indrukwekkend door hun schoonheid en romantiek (zie ook Panda 22: 12, omslag) 1986. Zelfs de nuchterste biologische onderzoekers weten zich zelden aan de toverkracht van de gratie van het uiterlijk, de bewegingen en de stem van zwanen te onttrekken. Om al deze redenen zijn zwanen in onze technocratische tijd en wereld hun bescherming meer dan waard. De jacht op zwanen zou moeten worden beëindigd, zowel in Europa als in Noord-Amerika (Fluitzwaan!; zie SERIE & BARTONEK 1991 EN WILLIAM J.L. SLADEN, *Swans should not be hunted*, 1991).

12. Samenvatting

Na een overzicht van de verscheidene aspecten van de zoögeografie worden de specifieke vragen met betrekking tot de zes à zeven soorten zwanen van de wereld toegelicht. Er wordt één genus van zwanen (*Cygnus*) en één genus voor een enigszins aberrante soort (*Coscoroba*) onderscheiden.

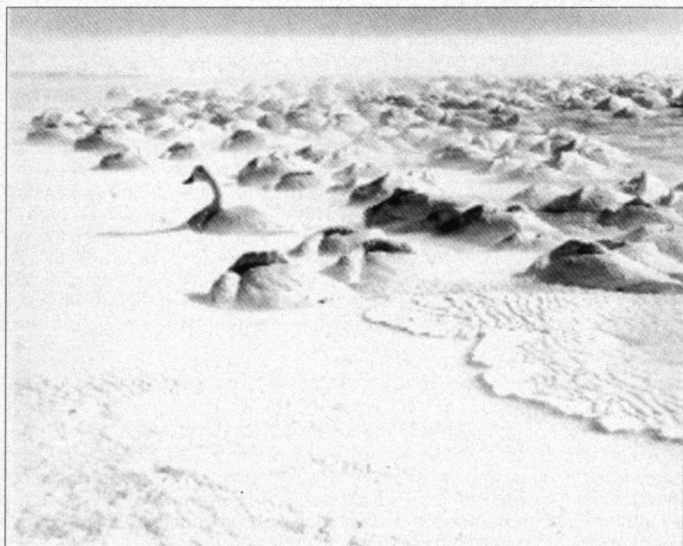
Recente ideeën over taxonomische problemen en gegevens over oecologie en voortplanting leiden tot een historisch zoögeografische synthese. Daarin spelen de zwanen van de zuidelijke continenten een sleutelrol: de Zwarte Zwaan *C. atratus* in Australië, de Zwarthalszwaan *C. melanocorypha* in zuidelijk Zuid-Amerika en bovenal de Coscoroba *Coscoroba coscoroba* eveneens in zuid-

lijk Zuid-Amerika. De Coscoroba, die ook wel als een reusachtige vorm van de groep van boom-eenden *Dendrocygna* is bestempeld (DELACOUR & MAYR 1945), wordt hier in navolging van Livezey (1996) en anderen als een zeer oude, eerste gansachtige afspitsing van de zwanen beschouwd.

De oorsprong van de zwanen wordt gezocht in het Gondwanaland, de oeroude zuidelijke landmassa, toen deze bezig was zich in de huidige zuidelijke continenten te splitsen. De afstanden tussen de continentbrokstukken moesten toen voor de oer-*Anseriformes* nog overbrugbaar zijn geweest. De daaruit voortgekomen eerste zwanen zijn bekend uit zuidelijk Zuid-Amerika, Nieuw-Zeeland (*Cygnus sumnerensis*, tussen 1590 en 1690 door Maori's uitgeroeid) en Australië. Geen van deze zuidelijke soorten heeft een geheel wit verenkleed. De herkomst van zwanen uit een gematigd gebied op een middelhoge breedtegraad op het Zuidelijk Halfrond werd op grond van de fotoperiodiciteit van de aanvang van het eileggen in gevangenschap in Engeland ook reeds door Kear & Murton (1976) gepostuleerd.

Geheel witte zwanen, bij ons de enige echte zwanen, leven thans uitsluitend ten noorden van de tropen. Wanneer ook zij van zuidelijke herkomst zijn, moeten zij het Noordelijk Halfrond via de langgerekte continentale Amerika route hebben bereikt. Wanneer dit is gebeurd, is onbekend. De Knobbelzwaan *C. olor* sluit in structuur en gedrag het nauwst bij de zuidelijke zwanen aan. Hoewel hij thans een karakteristieke palaeoarctische verspreiding bezit, heeft een mogelijke directe verwant (*C. paloregonus*) in het Pleistocene in Oregon, USA, geleefd (HOWARD 1964). In het licht van de theorie van de herkomst van de zwanen was een Noord-Amerikaanse vertegenwoordiger van de knobbelzwaangroep te verwachten.

De drie of vier soorten 'zangzwanen' kunnen als twee paar superspecies worden opgevat (Wilde/Trompetzwaan *C. cygnus*, *C. buccinator* en Kleine/Fluitzwaan *C. bewickii/C. columbianus*). Zij zijn op grond van de ingewikkeldheid van hun



Wilde Zwaan. Op de najaarstrek op Hokkaido, Noord-Japan, overvallen door een sneeuwstorm.
Foto: Teiji Saga, met Hasselblad camera.

Whooper Swan. On the autumn migration, trapped by a snowstorm in Hokkaido, northern most island of Japan.
Photographed by Teiji Saga with Hasselblad camera.

stemapparaat (in het borstbeen verlopende windingen van de luchtpijp) en de lengte van hun trekwegen de huidige hoogtepunten van de ontplooiing van de zwanen.

Over het antwoord op de vraag of de hoognoordelijke Kleine Zwaan en Fluitzwaan momenteel één biologische soort vormen (Toendra-zwaan) heerst verschil van opinie. Gemengde paren met jongen en individuele vogels met een intermediaire snaveltekening zijn bekend uit de Noordoost-Siberische broedgebieden en in wintergebieden in Noord-Amerika en West-Europa.

De Kleine Zwaan maakt de indruk in zijn ongestructureerde broedgebieden in de laagarcische toendra's van Rusland en Siberië de meest gewaagde kolonist-avonturier onder de zwanen te zijn. Het onvoorspelbare weer gedurende de korte arcti-

sche zomer, de lange trekroutes en de onzekere voedselvoorziening in de wintergebieden bieden de Kleine Zwaan ternauwernood een basis voor een lang voortbestaan als soort. Van alle zwanen lijkt hij de grootste kans te hebben van spoedig uitsterven.

De uiteindelijk zuidelijke herkomst van de verscheidenheid van de huidige *Anseriformes* wordt het belangrijkste thema van de volgende hoofdstukken van deze zoögeografische serie.

Intussen worden van meer wereldwijd verspreide vogelgroepen door verscheidene auteurs de wortels in de eerste fase van de verbrekkeling van de Gondwana-landmassa gezocht. De algemene zoögeografische betekenis daarvan zal in een van de volgende hoofdstukken van deze serie worden besproken.

13. Summary

The swans have been chosen as an introduction to a series of papers on the worldwide zoogeography of the *Anseriformes*. The basic ideas of this were developed in 1973-1974 during a lecture course for biology students at the Free University at Amsterdam.

Recent data on taxonomy, ecology and breeding habits have led to a synthesis of historical zoogeography of swans. In this theory the southern hemisphere species take a crucial position: the Black Swan *Cygnus atratus* from Australia, the Black-necked Swan *C. melanocorypha* from southern South America and the Coscoroba *Coscoroba coscoroba* also from the southern tip of South America. The Coscoroba is considered a first, age-old, gooselike branch of the swan-tree (LIVEZEY 1996 and others), rather than a gigantic form of the whistling duck *Dendrocygna* tribe (DELACOUR & MAYR 1945).

The origin of the swans is sought in Gondwanaland, the praetertiary southern landmass, shortly after it had split into the present southern continents. There must have been a time when the continental fragments had drifted not so far as to prevent early *Anseriformes* from crossing the still narrow sea barriers. These first swans have left descendants in southern South America, New Zealand (*Cygnus sumnerensis*, extinct in the 17th century) and Australia. None of these southern species has a wholly white plumage. In view of the photoperiodicity of the beginning of egg-laying in the parks of the Wildfowl Trust at Slimbridge, UK, Kear & Murton (1976: 85) already considered a southern hemisphere origin of the swans in a 'mid-high latitude temperate zone' the most likely option.

At present immaculately white swans live exclusively north of the tropics in North America, Europe and Asia. If these birds are also of a southern hemisphere origin, they must have reached the northern land masses through the long, often interrupted continental American highway at an unknown date.

The Mute Swan *C. olor* is in structure and behaviour closest to the southern species. Although it has at present a characteristically palaearctic distribution, a possible relation, *C. paloregonus*, is known from a pleistocene fossil from Oregon, USA (HILDEGARDE HOWARD 1964). In view of the theory developed above, this kind of fossil could have been expected.

The species of 'singing/honking swans' can be arranged in two pairs of superspecies: Whooper Swan and Trumpeter Swan *C. cygnus* and *C. buccinator* and Bewick's Swan and Whistling Swan *C. bewickii* and *C. columbianus*. On account of their complicated and ingeniously convoluted trachea, which allow for an impressive resonant honking, these species can be considered to form the recent peak of swan development.

Opinions diverge on the question of whether the Old World arctic Bewick's Swan and the New World Whistling Swan represent one biological species (Tundra Swan), or whether they should be treated as two parapatric species. Mixed breeding pairs with cygnets, and individual swans with intermediate bill coloration, have been reported from northeastern Siberia and elsewhere.

One thing seems clear, Bewick's Swan is the most daring colonist-adventurer by nesting in such inhospitable surroundings as the marshy coast-tundra of northernmost Russia and Siberia. The unpredictable summer weather, already of notably short duration, the exhausting energy needs of the length of the migration route, and the unreliable food resource in the wintering areas hardly offer Bewick's Swan a secure base for a continued existence as a species. Of all swans Bewick's seems to run the greatest risk of becoming extinct in the geologically near future.

The southern hemisphere origin of the diversity of all *Anseriformes* will be the main theme of the following chapters.

14. Dankbetuiging

In de eerste plaats gaat mijn dank uit naar Tineke G. Prins van de Vogelafdeling van het Zoölogisch Museum van de Universiteit van Amsterdam en dr. J.W. Schoorl jr. (Amsterdam), die mij op overvloedige wijze met literatuur en andere informatie en hulp hebben ondersteund, alsmede naar de leiding en medewerkers van de Plantage Bibliotheek te Amsterdam (Jooske de Sonnaville, Florence F.J.M. Pieters) en van verscheidene andere academische en universiteitsbibliotheken in Nederland. Professor R.H. Drent en dr. Janet Kear hielpen bij de Engelse Summary.

Drs. D.M.C. Poppe (Almelo) tekende met enthousiasme de figuren.

Voorts gaat mijn dank uit naar: Suus C. Bakker-Geluk (Rijksuniversiteit Groningen), P.C. Banko (Laurel, Maryland, USA), J.H. Beekman (Rijksuniversiteit Groningen), G.C. Boere (Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage), R.H. Drent (Rijksuniversiteit Groningen), Mary E. Evans (Slimbridge, Gloucester, Engeland), D. Hey (Stellenbosch, Zuid-Afrika), Donald F. Hooper (Somme, Saskatchewan, Canada), Janet Kear (Umberleigh, Devon, Engeland), B.C. Livezey (Pittsburgh, Pennsylvania, USA), L. Nilsson (Lund, Zweden), E.P.R. Poorter (Lelystad), J. Prop (Rijksuniversiteit Groningen), Eileen C. Rees (Slimbridge, Gloucester, Engeland), B. Reeves (Farmington, Missouri, USA), Roberto P. Schlatter (Valdivia, Chili), Sir Peter Scott (Slimbridge, Gloucester, Engeland), L.J. Shandruk (Environment Canada, Edmonton, Alberta, Canada), Charles G. Sibley (Santa Rosa, California, USA), Arie L. Spaans (IBN-DLO, Wageningen), Jaap Taapken (Baarn), P. Tomkovich (Moskou, Rusland).

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

15. LITERATUUR:

- American Ornithologists' Union (1983):** Check-list of North American birds. 6th ed. Lawrence, Kansas, Allen Press.
- Banko, W. (1960):** The Trumpeter Swan: Its history, habits, and population in the United States. North American Fauna (U.S. Dept. of Interior, Fish and Wildlife Service) 63: 1-214.
- Bannerman, D.A. (1957):** The birds of the British Isles. 6. Edinburgh & London, Oliver & Boyd.
- Beekman, J.H., M.R. van Eerden & S. Dirksen (1991):** Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* utilising the changing resource of *Potamogeton pectinatus* during autumn in the Netherlands. Wildfowl Suppl. 1: 238-248.
- Bergman, C.A. & A. Wolfe (1985):** The triumphant Trumpeter. National Geographic 168: 544-558.
- Bourne, W.R.P. (1981):** The birds and animals consumed when Henry VIII entertained the King of France and the Count of Flanders at Calais in 1532. Archives of Natural History 10: 331-333.
- Braithwaite, L.W. (1970):** The Black Swan. Australian Natural History 16: 375-379.
- Braithwaite, L.W. (1977-1982):** Ecological studies of the Black Swan I-IV. Australian Wildlife Research 4 (1977): 59-79, 8 (1981): 59-80, 8 (1981): 135-146, 9 (1982): 261-275.
- Brazil, M.A. (1981):** Geographical variation in the bill patterns of Whooper Swans. Wildfowl 32: 129-131.
- Brouwer, G.A. & L. Tinbergen (1939):** De verspreiding der Kleine Zwanen *Cygnus b. bewickii* Yarr., in de Zuiderzee, vóór en na de verzoeting. Limosa 12: 1-18.
- Bruin, B. (Bert) de & E. Klunder (1997):** Fluitzwaan in Veenkoloniën. Dutch Birding 19: 317-318.
- Bruin, A. (Bert) de & E. Klunder (1998):** Fluitzwaan in Veenkoloniën in winters van 1997/98 en 1998/99. Dutch Birding 20: 278-281.
- Campbell, B. & E. Lack (ed.). (1985):** A dictionary of birds. Calton, UK, Poyser.
- Canadian Wildlife Service (1992):** Alberta's threatened Wildlife. Trumpeter Swan. Edmonton, Alberta, Canadian Wildlife Service.
- Conover, M.R. & G.S. Kania (1994):** Impact of interspecific aggression and herbivory by Mute Swans on native waterfowl and aquatic vegetation in New England. Auk 111: 744-748.
- Cramp, S. (red.). (1977):** Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western palearctic. 1. Oxford, London, New York, Oxford Univ. Press.
- Crawshaw, R. (1907):** The birds of Tierra del Fuego. London, Quaritch.
- Dawney, A. (1972):** Exploration. In: P. Scott and the Wildfowl Trust, Swans: 167-179.
- Delacour, J. (1954):** The waterfowl of the world. I. London, Country Life.
- Delacour, J. (1964):** The waterfowl of the world. IV. London, Country Life.
- Delacour, J. & E. Mayr (1945):** The family Anatidae. Wilson Bull. 57: 3-55.
- Deutschmann, H. (1997):** Der Singschwan *Cygnus cygnus* als neuer deutscher Brutvogel. Limicola 11: 76-81.
- Dirksen, S., J.H. Beekman & T.H. Slagboom (1991):** Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* in the Netherlands: numbers, distribution and food choices during the wintering season. Wildfowl Suppl. 1: 228-237.
- Esselink, H. & J.H. Beekman (1991):** Between year variation and causes of mortality in the non-breeding population of the Mute Swan *Cygnus olor* in the Netherlands, with special reference to hunting. Wildfowl Suppl. 1: 110-119.
- Evans, Mary E. (1979A):** Population composition, and return according to breeding status, of Bewick's Swans wintering at Slimbridge, 1963 to 1976. Wildfowl 30: 118-128.
- Evans, Mary E. (1979B):** Aspects of the life cycle of the Bewick's Swan, based on recognition of individuals at a wintering site. Bird Study 26: 149-162.
- Evans, M. & A. Dawney (1972):** The Swan in mythology and art. In: P. Scott and the Wildfowl Trust, Swans: 143-166.
- Evans, Mary E. & W.J.L. Sladen (1980):** A comparative analysis of the bill markings of Whistling and Bewick's Swans and out-of-range occurrence of the two taxa. Auk 97: 697-703.
- Frith, H.J. 1967 (1968):** Waterfowl in Australia. Sydney, Angus & Robertson.
- Ganzenwarkgroep Nederland/België (1987):** Waarneming van een Kleine Zwaan *Cygnus columbianus* met bijna zwarte snavel. Limosa 60: 40-41.
- Gunn, W.W.H. (1979):** Whistling Swan. Hinterland Who's Who. Canadian Wildlife Service 69-4/65.
- Heinecken, T. (1970):** Swaanmere. Suid-Afrikaanse Panorama, April 1970: 30-33.
- Henson, P. & T.A. Grant (1992):** Brown Bear, *Ursus arctos middendorffii*, predation on a Trumpeter Swan, *Cygnus buccinator*, nest. Canadian Field-Naturalist 106: 128-130.
- Howard, H. (1964):** Fossil Anseriformes. In: J. Delacour, The waterfowl of the world. IV: 233-326.
- Humphrey, P.S. & G.A. Clark Jr. (1964):** The anatomy of waterfowl. In: J. Delacour, The waterfowl of the world. IV: 167-232.
- Johnsgard, P.A. (1965):** Handbook of waterfowl behavior. London, Constable & Co.
- Johnsgard, P.A. (1974):** The taxonomy and relationships of the northern swans. Wildfowl 25: 155-161.
- Johnsgard, P.A. (1978):** Ducks, geese, and swans of the world. Lincoln & London, Univ. Nebraska Press.
- Johnson, A.W. (1965):** The birds of Chile. Buenos Aires, Platt Establ. Gráficos.
- Kear, J. & R.K. Merton (1976):** The origin of Australian waterfowl as indicated by their photoresponses. Proc. 16th International Ornithological Congress (Canberra, Australia, 1974): 83-97.

- Kistchinski, A.A. (1988): Avifauna of North-East Asia (in Russisch). Akademia NAUK, Moskou, USSR.
- Kistchinski, A.A., R.I. Zlotin & V.E. Flint (1975): The breeding of the Whistling Swan (*Cygnus columbianus*) in the USSR. Zoologicheskii Zhurnal 54 (10): 1528.
- Klaassen, M. & W. van Vierssen (1996): Zwanen tanken bij met fonteinkruidknolletjes. BIONIEUWS 6 (15): 7.
- Kondratiev, A. YA. (1991): Breeding biology of Bewick's Swans *Cygnus bewickii* in Chukotka, Far Eastern USSR. Wildfowl Suppl. 1: 167-171.
- Lever, Christopher (1987): Naturalized birds of the world. Harlow, Essex, Engeland, Longman.
- Livezey, B.C. (1996): A phylogenetic analysis of geese and swans (*Anseriformes: Anserinae*), including selected fossil species. Systematic Biology 45: 415-416.
- Mackay, R.H. (1975): Trumpeter Swan. Hinterland Who's Who. Canadian Wildlife Service 69-4/53.
- Maclean, G.L. (1985): Roberts' Birds of South Africa. 5th ed. Kaapstad, Zuid-Afrika, John Voelcker Bird Book Fund.
- Mathiasson, S. (1973): Moulting grounds of Mute Swans (*Cygnus olor*) in Sweden, their origin and relation to the population dynamics of Mute Swans in the Baltic area. Wiltrevy (Stockholm, Zweden) 8: 399-452.
- McKelvey, R.W., K.J. McCormick & L.J. Shandruk (1988): The status of Trumpeter Swans, *Cygnus buccinator*, in Western Canada. Canadian Field-Naturalist 102: 495-499.
- Middelburg, J., W. Mooij & W. van der Putten (red.) (1977): Netherlands Institute of Ecology. Progress Report 1996.
- Miller, A.H. (1948): The Whistling Swan in the Upper Pliocene of Idaho. Condor 50: 132.
- Mörzer Bruyns, M.F. (1961): De Knobbelzwaan (*Cygnus olor*) in West-Europa. Vogeljaar 9: 188-190.
- Mullié, W.C. (1980): Een Kleine Zwaan met zwarte snavel. Sterna (Schouwen) 24: 78.
- Ogilvie, M. (red.) (1997): BWP Update 1. Oxford, Oxford University Press.
- Palmer, R.S. (1976): Handbook of North American birds. 2 (1). New Haven, London, Yale Univ. Press.
- Ploeger, P.L. (1968): Geographical differentiation in arctic anatidae as a result of isolation during the Last Glacial. Ardea 56: 1-159.
- Poorter, E.P.R. (1991): Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii*, an analysis of breeding success and changing resources. Flevobericht (Lelystad) 324: 1-66.
- Pough, R.H. (1951): Audubon water bird guide. Garden City, N.Y., USA, Doubleday.
- Price, J., S. Droege & A. Price (1995): The summer atlas of North American birds. London, San Diego, Academic Press.
- Rees, E.C., J.M. Bowler & J.H. Beekman (1997): *Cygnus columbianus* Bewick's Swan and Whistling Swan. In: M. Ogilvie (red.), BWP Update 1 (2, 1997): 63-74.
- Rees, E., Ö. Einarsson & B. Laubek (1997): *Cygnus cygnus* Whooper Swan. In: M. Ogilvie (red.), BWP Update 1 (1, 1997): 27-35.
- Reeves, B. (1989): Mute Swans of southeast Missouri: a viable population? Bluebird 56: 63-65.
- Renssen, TH.A. (1972): Doen Kleine zwanen schade aan de landbouw? Levende Natuur 75: 279-283.
- Roberson, D. (1980): Rare birds of the West Coast of North America. Pacific Grove, Cal., USA, Woodcock Publications.
- Ruitenbeek, W. & P. Andersen-Harild (1978): De Knobbelzwaan. Amsterdam, Antwerpen, Kosmos Vogelmonografieën.
- Saga, Teiji (1990): Swans. London & München, Schirmer Art Books.
- Schlatter, R.P., J. Salazar, A. Villa & J. Meza (1991): Reproductive biology of Black-necked Swans *Cygnus melanocoryphus* at three Chilean wetland areas and feeding ecology at Rio Cruces. Wildfowl, Suppl. 1: 268-271.
- Scott, D.A. & P.M. Rose (1996): Atlas of Anatidae populations in Africa and western Eurasia. Wageningen, Wetlands International Pub. 41.
- Scott, D.K. (1981): Geographical variation in the bill patterns of Bewick's Swans. Wildfowl 32: 123-128.
- Scott, P. (1966): The Bewick's Swans at Slimbridge. 17th Annual Rep. The Wildfowl Trust 1964-5: 20-26.
- Scott, P. (red.) (1972): The Swans. Boston, Houghton Mifflin.
- Scott, Peter & Philippa Scott (1970): The wild swans of Slimbridge. Wildfowl Trust, Slimbridge, Glos., UK.
- Serie, J.R. & J.C. Bartonek (1991): Population status and productivity of Tundra Swans *Cygnus columbianus columbianus* in North America. Wildfowl Suppl. 1: 172-177.
- Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist (1990): Phylogeny and classification of birds. New Haven & London, Yale University Press.
- Sibley, C.G. & B.L. Monroe jr. (1990): Distribution and taxonomy of birds of the world. New Haven & London, Yale Univ. Press.
- Sibley, C.L. (1938): Hybrids of and with North American Anatidae. C.R. 9 Congr. Ornith. Internat. (Rouen, 1938): 327-335.
- Sladen, W.J.L. (1991): Swans should not be hunted. Wildfowl Suppl. 1: 368-375.
- Stepanjan, L.S. (1983): Superspecies en verwante soorten in de avifauna van de USSR (Russisch). Akademia NAUK, Moskou: 1-294.
- Teixeira, R.M. (1996): Broedseizoen Zwarte Zwanen *Cygnus atratus*. Vogeljaar 44: 282.
- Thomson, A. Landsborough (1964): A new dictionary of birds. London & Edinburgh, Nelson.
- Ticehurst, N.F. (1924): The early history of the Mute Swan in England. British Birds 17: 174-182.
- Timmerman, A. (1977): De Kleine Zwaan (*Cygnus bewickii*). Vogeljaar 25: 113-123.
- Verheyen, R. (1953): Bijdrage tot de osteologie en de systematiek der *Anseriformes*. Giervalk 43, suppl.: 373-497.
- Vaz-Ferreira, R. & F. Rila (1991): Black-necked Swan *Cygnus melanocoryphus* and Coscoroba Swan *Coscoroba coscoroba* in a wetland in Uruguay. Wildfowl Suppl. 1: 272-277.
- Wetmore, A. (1951): Observations on the genera of swans. J. Washington Academy Sciences 41: 338-340.
- Wodzicki, K. (1965): The status of some exotic vertebrates in the ecology of New Zealand. The genetics of colonizing species: 425-460. New York, Academic Press.
- Woolfenden, G.E. (1961): Postcranial osteology of the waterfowl. Bull. Florida State Museum, Biol. Sci. 6: 1-129.
- Yarrell, W. (1884-1885): History of British birds. 4th ed. London, Voorst & Row.
- Zimmer, R., B. Erdtmann, W.K. Thomas & T.W. Quinn (1994): Phylogenetic analysis of the *Coscoroba coscoroba* using mitochondrial srRNA gene sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 3: 85-91.