

De knobbelzwaan als broedvogel in Groningen in 1984 en 1985

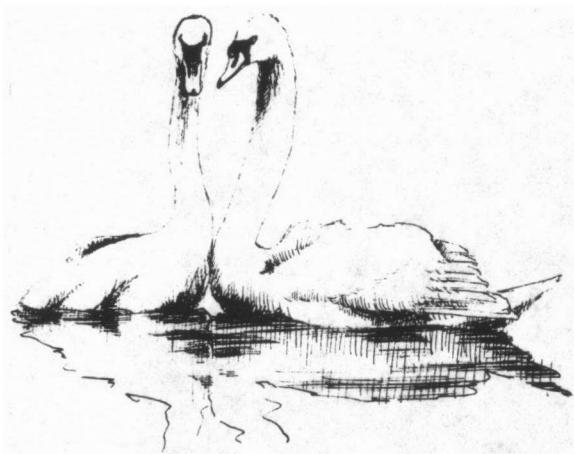
Klaas van Dijk, Berend Voslamber, Hans Esselink en Jan Beekman.

Samenvatting

In de zomers van 1984 en 1985 werd in de provincie Groningen onderzoek verricht aan de broedbiologie van knobbelzwanen. Broedparen werden geïnventariseerd en in de nazomer werden deze vogels samen met de door hen grootgebrachte jongen gevangen en geringd.

Voor 1985 werd het aantal broedgevallen geschat op 140-160. De hoogste dichtheden van broedparen werden aangetroffen in vochtige weidegebieden.

De wijze van ontstaan van de Groningse broedvogel populatie lijkt overeen te komen met de wijze van ontstaan in de rest van Nederland. De broedvogels lijken voornamelijk lokaal geboren te zijn. Daarnaast blijken enkele broedvogels afkomstig te zijn uit de Oostzee-populatie. Deze vogels hebben zich hier na strenge winters gevestigd.



Op basis van waarnemingen lijken de Groninger broedvogels in strenge winters voornamelijk op concentratiepunten nabij hun broedterreinen te overwinteren. De witte en de grauwe kleurfase van de knobbelzwaan blijken in gelijke verhouding voor te komen in de populatie.

De broedselgrootte was in beide jaren gelijk, maar er werden in 1985, na een strenge winter, opmerkelijke verschillen gevonden tussen de beide kleurfasen. Witte vogels mislukten vaker dan grauwe vogels en als ze succesvol waren brachten ze minder jongen groot. Het gewicht van de broedvogels in de nazomer vertoont een verband met de aantallen grootgebrachte jongen.

Enerzijds kunnen de gevonden verschillen in broedsucces in 1985 samenhangen met verschillen in de conditie van de ouders, als effect na een strenge winter. Anderzijds zouden de geconstateerde verschillen kunnen samenhangen met verschillen in de overleving van witte en grauwe jongen. Nader onderzoek in 1986 zal hierin helderheid kunnen verschaffen.

Een lager broedsucces van witte vogels, gecombineerd met de vestiging van grauwe vogels uit de Oostzee-populatie na strenge winters, zal in de toekomst wellicht leiden tot een afname van de witte kleurfase.

1. Inleiding

Van de in strenge winters in de provincie Groningen aanwezige knobbelzwanen is een deel afkomstig uit Denemarken, Oost en West-Duitsland en Litauen (de Baltische populatie, Atkinson-Willes 1981). Dat bleek uit waarnemingen van geringde vogels die in de winters van 1979, 1982 en 1985 hier verbleven. Uit terugmeldingen van door ons zelf gevangen knobbelzwanen bleek dat een flink deel van deze vogels weer naar het gebied rondom de Oostzee is teruggekeerd (van Dijk 1980, 1983).

Slechts een zeer klein deel van deze Baltische knobbelzwaanpopulatie verlaat in strenge winters het broedgebied. Ook in Nederland is de knobbelzwaan overwegend standvogel. Op grond hiervan was het aannemelijk dat zich in de winters van 1979 en 1982 ook lokale broedvogels op de bekende concentratiepunten bevonden. Om deze veronderstelling te toetsen is in de broedseizoenen van 1984 en 1985 een groot deel van de provincie Groningen afgezocht op broedende knobbelzwa-

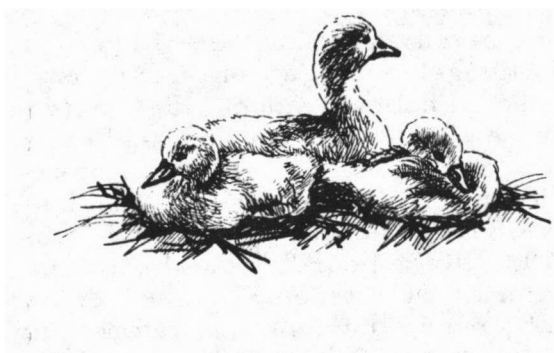
nen die al geringd waren. Dit was bovendien de ideale kans om meer gegevens over de Groningse broedvogelpopulatie te verzamelen (Zwanenwerkgroep Avifauna 1985).

In dit artikel worden de eerste resultaten van het werk aan de broedvogelpopulatie besproken. Aan de orde komen onder andere de grootte en de verspreiding van het broedvogelbestand, de overwinteringsplaats, broedsucces en kleurfasen, en de gewichten van de broedvogels.

2. Het onderzoeksgebied

Behalve de provincie Groningen zijn ook enkele aangrenzende, laaggelegen delen van Drenthe bij het onderzoek betrokken. Zo is in de Veenkoloniën de Hondsrug als natuurlijke grens aangehouden.

Verder is het gebied tussen Leek en Paterswolde meegenomen. Bekend was dat de broedvogelverspreiding in deze gebieden op die van de provincie Groningen aansluit (van Dijk en van Os 1982). Tenslotte is ook de gehele Lauwersmeer tot het onderzoeksgebied gerekend.



3. Werkwijze

3.1. Inventarisaties

Het merendeel van de inventarisatiewerkzaamheden werd verricht door waarnemers die in de betreffende gebieden goed bekend waren. Losse waarnemingen en informatie van derden completeerden het beeld.

Vanaf begin april werden paren gelokaliseerd. Er is onderscheid gemaakt tussen broedparen, territoriale paren en niet territoriale vogels. Broedparen werden vastgesteld bij een nest met minimaal één ei, territoriale paren werden op grond van hun gedrag vastgesteld (Hustings et al. 1985).

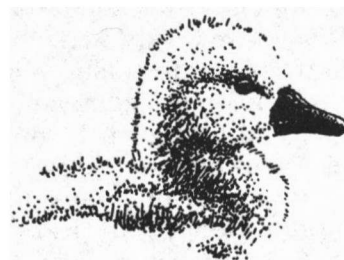
Rondzwervende, niet-territoriale paren konden meestal eenvoudig onderscheiden worden door de relatief bleke snavelkleur en de weinig ontwikkelde knobbel. Paren die pas in augustus/september ruiend en zonder jongen in hun territorium werden ontdekt, zijn als mislukt meegeteld. Onder broedgevallen worden broedparen, territoriale paren en (laat ondeckte) mislukte paren verstaan.

In beide jaren zijn het Oldambt, het gebied rond Appingedam en de wijde omtrek van de stad Groningen goed onderzocht. Minder volledig zijn de gegevens uit het westelijk deel van het Zuidelijk Westerkwartier, het gebied langs de grens met Friesland (behalve de Lauwersmeer), het noordelijk akkerbouwgebied en delen van de Veenkoloniën. Dit zijn grotendeels akkerbouwgebieden waar de dichtheid van broedvogels laag is (Boekema et al. 1983 en eigen inventarisaties van de Zwanenwerkgroep).

Hoewel dus niet de hele provincie systematisch is afgezocht, is naar onze mening toch een goed overzicht van de broedvogelpopulatie verkregen. De knobbelzwaan is eenvoudig als broedvogel vast te stellen, de belangrijkste gebieden zijn goed onderzocht en uit de overige gebieden is genoeg bekend om tot een verantwoorde schatting te komen.

3.2. Biometrie en aantallen gevangen zwanen.

In augustus en september zijn de gelokaliseerde paren en hun jongen gevangen en geringd. Naast het aantal jongen per paar is van ieder individu de kleurfase, het geslacht en de lengte van de eerste slagpen genoteerd. In 1985 werden bovendien het gewicht, de vleugellengte en de zwemvliesbreedte opgenomen. Van jonge



zwanen kon in de meeste gevallen het geslacht nog niet met zekerheid worden vastgesteld. De aantallen gevangen zwanen in beide jaren staan in tabel 1.

Jaar	Volwassen	Jong	Totaal
1984	95	89	184
1985	129	194	323

Tabel 1:
Aantallen gevangen en geringde knobbelzwanen. In 1985 was een deel van de volwassen vogels inmiddels geringd.

3.3. Tamme en wilde knobbelzwanen, definities

In de literatuur is sprake van parkzwanen, tamme of (half)-gedomesticeerde, verwilderde en wilde knobbelzwanen, waarbij duidelijke definities ontbreken. Wij onderscheiden alleen tamme en wilde vogels. Tamme vogels zijn geleewiekt of gekortwiekt, zijn soms voorzien van een merkteken en hebben vaak een duidelijke eigenaar. Jongen van deze vogels worden dikwijls verhandeld. Deze knobbelzwanen zijn niet gevangen en gegevens hierover worden hier verder niet behandeld.

Alle overige zwanen in de provincie worden als wild beschouwd. Om populatie-dynamische redenen worden echter enkele paren waarvan één van de partners gelee/kortwiekt is wel behandeld in dit artikel: dit zijn vrijbroedende paren waarvan de jongen na het uitvliegen een wild bestaan kunnen gaan leiden. De geleewiekte ouder is per definitie tam.

3.4. Kleurfasen

Bij de knobbelzwaan komen twee kleurvarianten voor: de witte of 'poolse' variant en de grauwe variant. De witte kleurfase wordt als wit jong geboren en heeft als volwassen vogel vleeskleurige poten. De grauwe kleurfase komt als grijs jong uit het ei, en heeft als volwassen vogel donkere (zwarte) poten. Het verschil tussen de kleurfasen berust in het vermogen om pigment te vormen, de witte variant kan dit niet. Het gaat om een eigenschap die enkelvoudig overgeërfd

wordt en die op het X-geslachtschromosoom ligt. De witte variant is recessief en kan bij beide geslachten tot uiting komen (Munro et al. 1968).

De witte kleurfase werd vroeger in Nederland veel gekweekt voor zijn mooie witte dons (Ruitenbeek & Andersen-Harild 1979).

4. Resultaten

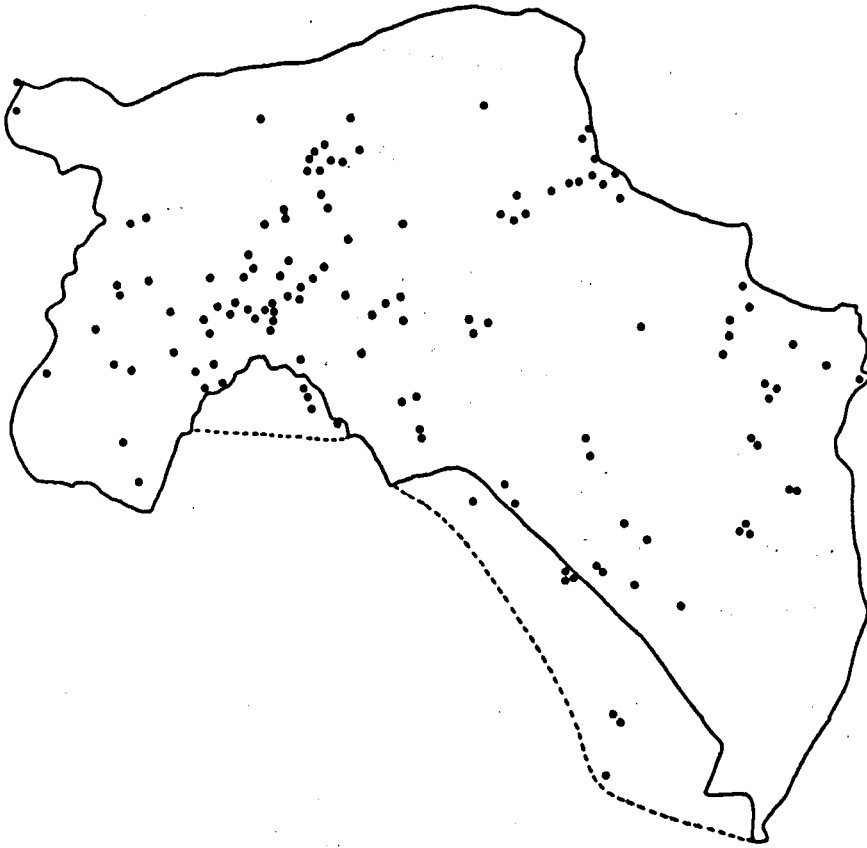
4.1. Aantallen en verspreiding

In 1985 werden in de onderzochte gebieden 133 broedgevallen vastgesteld, waarvan 121 binnen de provinciegrenzen (zie fig.1). Het totaal voor de provincie Groningen bedraagt naar schatting 140-160 paren.

De meeste knobbelzwanen broedden in de weidegebieden. Vooral relatief laaggelegen weidegebieden met veel slootjes vormen het voorkeursbiotoop. De hoogste dichtheden worden aangetroffen in het weidegebied ten westen van de stad Groningen (0.3 paar/km²), de streek rond Appingedam en Delfzijl en een gebied bij Tinallinghe. De dichtheid in het Oldambt (akkerbouwgebied) bedroeg 0.07 paar/km².

4.2. Herkomst

Men neemt aan dat de Nederlandse broedvogelpopulatie ontstaan is uit tamme knobbelzwanen die ontsnapt zijn en zich vermengd hebben met wilde soortgenoten uit het buitenland (Niesen en Resoort 1942, Timmerman 1957, v.d. Ploeg et al. 1976, Teixeira 1979). Dit gebeurde vooral na strenge winters. Ook tegenwoordig 'verwilderen' er nog jongen van tamme knobbelzwanen. Tijdens het onderzoek troffen we op vijf plaatsen in Groningen broedparen aan waarvan tenminste één van de ouders geleewiekt was, maar waarvan de jongen vrij konden wegvliegen. Daarnaast was er een aantal broedparen, waarvan de ouders noch de jongen in hun vrijheid gehinderd werden, maar die toch in meer of mindere mate door iemand als eigendom werden beschouwd. Uit verhalen bleek vaak dat men vroeger ooit eens een paar geleewiekte zwanen had gekocht of gekregen. De tegenwoordig op dezelfde plaats broedende zwanen hadden kennelijk deze 'stamouders' opgevolgd, maar zij konden zich vrij verplaatsen. Enkele bleken zelfs al



Figuur 1
Broedvogelverspreiding van de knobbelzwaan in 1985; elke stip stelt een broedgeval voor (n = 133).

door ons geringd te zijn toen ze in één van de recente winters (1979, 1982, 1985) in de stad Groningen of Nieuweschans overwinterden.

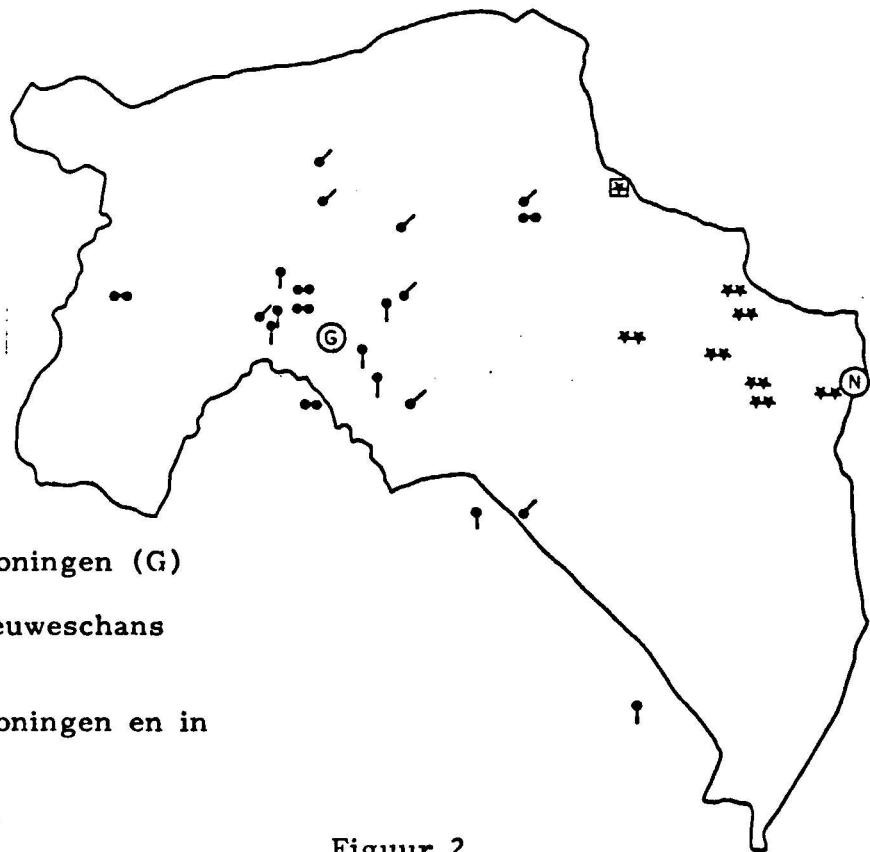
Het lijkt aannemelijk dat het merendeel van de Groningse broedvogels lokaal geboren jongen zijn. Vóór 1984 zijn helaas nauwelijks nestjongen geringd. In de rest van Nederland werden tussen 1961 en 1980 -996- nestjongen geringd (Osieck en Winkelman 1983), waarvan een aanzienlijk deel in Friesland. In 1985 is $\pm 75\%$ van de Groningse broedvogels op ringen gecontroleerd. Er werden vrijwel geen Nederlandse knobbelzwanen aangetroffen die als jong buiten de provincie Groningen werden geringd. Alleen bij Aduard werd een mannetje van een territoriaal paar gevonden dat in 1981 bij Gorredijk als nestjong werd geringd.

Op een aantal plaatsen in de provincie bleken wel knobbelzwanen te broeden die in de Baltische populatie geringd zijn (tabel 2). Enkele van deze zwa-

nen waren in een strenge winter in de stad Groningen aanwezig. Vermoedelijk zijn deze vogels onder invloed van het strenge winterweer hierheen getrokken en hebben ze zich vervolgens als broedvogel in de omgeving gevestigd.

4.3. Overwinteringsplaats broedvogels.

In strenge winters verzamelen overwinterende knobbelzwanen zich vooral in de stad Groningen en op de Westervoldse Aa bij Nieuweschans. Afgezien van vogels uit de Baltische populatie blijkt ook een deel van de broedpopulatie uit de provincie zich dan in die groepen te bevinden. In figuur 2 staan alle broedplaatsen aangegeven van geringde knobbelzwanen die in één van de drie strenge winters 1979, 1982 of 1985 in Groningen of Nieuweschans zijn waargenomen. Er is een duidelijke scheiding zichtbaar:



- = overwinterend in Groningen (G)
- ★ = overwinterend in Nieuweschans (N)
- ⊠ = overwinterend in Groningen en in Nieuweschans
- , ★★ = paren (n = 12)
- ♂ = man (n = 8)
- ♀ = vrouw (n = 8)

Figuur 2

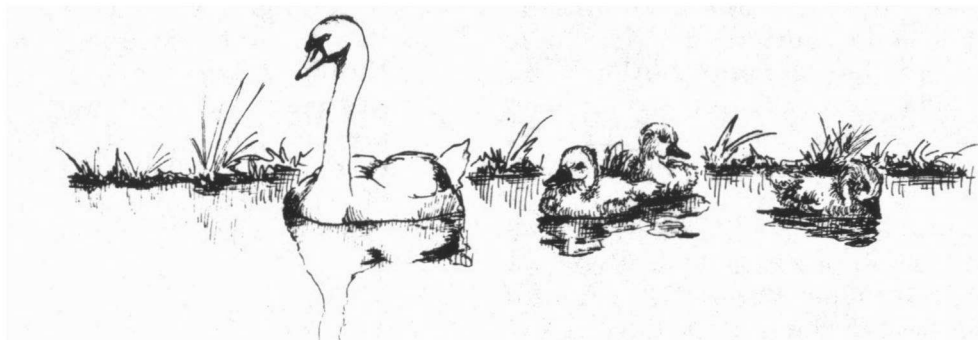
Overwinteringsplaats van broedvogels uit het onderzochte gebied in strenge winters.

de vogels overwinteren dichtbij de broedplaats. Slechts één in Delfzijl broedende zwaan zat in 1979 in de stad Groningen en in 1982 in Nieuweschans.

Ofschoon er naast een aantal paren ook nogal wat losse mannetjes en vrouwtjes werden waargenomen, gaan we er vanuit dat partners in de winter bij elkaar blijven. Niet alle vogels gaan in dergelijke strenge winters naar deze concentratiepunten. We vermoeden dat sommigen ondanks het koude weer in hun territorium over-

winteren. Ook is zuidwaartse trek aangetoond: in februari 1985 werd een Groningse broedvogel aan het Veluwe-meer aangetroffen en in mei bleek ze terug te zijn in haar territorium. Gezien de aantallen in Groningen en Nieuweschans (in de winter van 1985 maximaal respectievelijk 154 en 64 vogels) zijn er geen grote aantallen zwanen weggetrokken.

Zover wij weten is er in normale, zachte winters geen sprake van verplaatsingen en overwinteren de broedvogels in of nabij hun territorium.



Kingnummer	Datum	Plaats	Bijzonderheden
HELGOLAND 113751	12-02-'72	Plensburg-naven, W-Duitsland 54.47n/09.26o	geringd als ♂ na 2e kj, grauw
	27-01 tot	Stad Groningen	afgelezen
	03-03-'79	Stad Groningen	afgelezen
	08-12-'80		
	21-12-'81		
	tot		
	05-02-'82	Stad Groningen	afgelezen
	07-05-'84	Rusthoven, Wirdum (prov.Groningen)	broedvogel
	09-09-'84	Bekwerd, Wirdum	broedvogel met 2 grauwe jongen
	13-08-'85	Bekwerd, Wirdum	broedvogel met 4 grauwe jongen
HELGOLAND 115706	24-03-'74	Maschsee, Hannover, W-Duitsland 52.21n/09.45o	geringd als ♂ na 2e kj
	08-05-'76	tussen Noorrdhorn en Den Ham	broedvogel, partner zat op nest met eieren
COPENHAGEN B4445	10-08-'74	Saltholm, Sjaelland, Denemarken 55.38n/12.46o	geringd als ♂ na 2e kj in slagpenrui, grauw
	26-01 tot		
	28-02-'79	Stad Groningen	afgelezen
	20-01-'80	Stad Groningen	afgelezen
	30-04-'80	Polder De Jonge Held, Dorkwerd	broedvogel, partner zat op nest met 6 eieren
	17-10-'81	Polder De Jonge Held, Slaperstil	territoriaal paar
	10-01-'82	Aduarddiep, Hoogkerk	afgelezen
	17-05-'83	Dorkwerd	broedvogel
	10-08-'84	Polder De Jonge Held, Dorkwerd	mislukt paar, in slagpenrui
	14 tot		
	28-01-'85	Stad Groningen	afgelezen
	18-08-'85	Universiteitscomplex Paddepoel, stad Groningen	broedvogel met 3 grauwe en 2 witte jongen
	26-07-'83	Ringkobing Fjord, Jutland, Denemarken 55.56n/08.15o	geringd als ♂ na 2e kj in slagpenrui, grauw
	29-05-'84	Froombosch, Hoogezand	territoriaal paar
..-01-'85	voegesiel Bellingwolde	gebroken vleugel die uit zichzelf herstelde, maar verkeerd aangroeide; vogel kan niet meer vliegen maar wel vrijgelaten	
COPENHAGEN E2386	23-02-'79	Marstal, Aero, Denemarken 54.51n/10.45o	geringd als ♀ na 2e kj, grauw
	02-06-'84	Bemshavenweg, paal 21.4, Zijldijk	broedvogel met 5 grauwe jongen
	28-09 tot		
	19-10-'84	Oostpolderkanaal, Bemshaventerrein	broedvogel met 1 grauw jong
	19-01-'85	haven Delfzijl	afgelezen
COPENHAGEN E3c04	29-09-'85	Bemshavenweg, Zijldijk	broedvogel met 6 grauwe jongen
	15-10-'85	Oostpolderkanaal, Bemshaventerrein	broedvogel met 6 grauwe jongen
	11-08-'79	Kodsand, Lolland, Denemarken 54.36n/11.45o	geringd als ♀ na 2e kj in slagpenrui, grauw
	03-07-'82	Zuidlaarderveen	broedvogel met jongen
GDANSK APO349	20-01-'85	Stad Groningen	afgelezen
	05-09-'85	Knipstukken, Zuidlaarderveen	broedvogel met 6 grauwe jongen
	20-04-'77	Sotop, Gdansk, Polen 54.27n/18.31o	geringd als ♂ na 4e kj
	13-03-'80	Zuiderweg, Enumatil	dooggevonden in gracht bij boerderij na territoriumgevechten

Tabel 2

Overzicht van terugmeldingen van in het buitenland geringde knobbelzwanen, die in de provincie Groningen als broedvogel werden waargenomen.

4.4. Verhouding kleurfasen

In de broedvogelpopulatie bedroeg het aandeel van de witte kleurfase zowel in 1984 als in 1985 ongeveer 50% (zie tabel 3). Het verschil in aandeel witte vogels bij mannetjes en vrouwtjes laat zich verklaren door de wijze waarop deze eigenschap overerft (zie 3.4). Bij een aandeel van 50% witte vogels in de populatie verwacht je dat 1/3 van de mannetjes en 2/3 van de vrouwtjes wit is. Voor 1985 blijkt dit precies op te gaan, voor 1984 wijken

de percentages iets af. De verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat toen bij een aantal niet gevangen vogels het geslacht verkeerd is gescoord.

Van de 7 geleewiekte zwanen waarvan de jongen vrij konden wegvliegen waren er 6 (86%) van de witte kleurfase. Van de zwanen met een buitenlandse ring die in de provincie broeden en waarvan de kleurfase bekend is, behoort er géén tot de witte fase (tabel 2).

Jaar	Totaal		n	wit grauw		n	wit grauw		n	wit grauw		n
	wit	grauw		wit	grauw		wit	grauw		wit	grauw	
1984	50.4	49.6	115	40.7	59.3	54	56.1	43.9	57	100	0	4
1985	50.2	49.8	181	33.1	66.9	89	67.4	32.6	92	--	--	--

Tabel 3 Het aandeel van de kleurfasen in de broedvogelpopulatie (in %).

4.5. Broedsucces

In dit artikel verstaan we onder broedsucces het aantal (bijna vliegvlugge) jongen dat de ouders vergezeld toen we ze vingden in de nazomer. Dit is uiteraard een wat ruime definitie, maar zekerheid over het vliegvlug worden van de betreffende jongen hebben we tenslotte niet.

Onder mislukte paren verstaan we hier paren waarvan we met zekerheid hebben vastgesteld dat ze geen jongen hebben grootgebracht. Dit kunnen zowel broedparen zijn als territoriale paren die later in het seizoen terug werden gezien. Ook dit is een wat ruime definitie, maar de achterliggende gedachte is dat een knobbelzwanenpaar dat bijvoorbeeld door gebrek aan conditie niet tot het leggen van eieren komt, ook als mislukt kan worden beschouwd. Overigens moet hierbij opgemerkt worden dat veel niet-succesvolle paren hun territorium verlaten om elders, vermoedelijk op het IJsselmeer, te gaan ruïen.

Een ander belangrijk gegeven bij het interpreteren van onze gegevens, is dat op een aantal plaatsen in de provincie legselgrootte-beperking is toegepast. In 1985 was van zeker een tiental paren bekend dat de legselgrootte beperkt is door een aantal

eieren uit het nest te verwijderen. Van sommige broedparen is het nest door onbekenden geheel vernield. De frequentieverdeling van het aantal jongen per paar is voor beide jaren weergegeven in figuur 3.

Dat het grootste aantal paren 2 of 3 jongen heeft, ofwel dat de piek in de grafiek naar links verschoven lijkt te zijn, wijst in de richting van legselgrootte-beperking, hoewel hier ook andere oorzaken aan ten grondslag kunnen liggen. In tabel 4 is het broedsucces per paar uitgesplitst naar kleurfase van zowel ouders als jongen. Het gemiddelde aantal jongen per succesvol paar lijkt in 1985 hoger te zijn dan in 1984 (420 tegen 371, tabel 4), maar dit is geen significant verschil. Het opvallende in de gegevens uitgesplitst naar kleurfase echter is, dat er in 1985 grote verschillen blijken te zijn tussen de broedresultaten van grauwe en witte kleurfase.

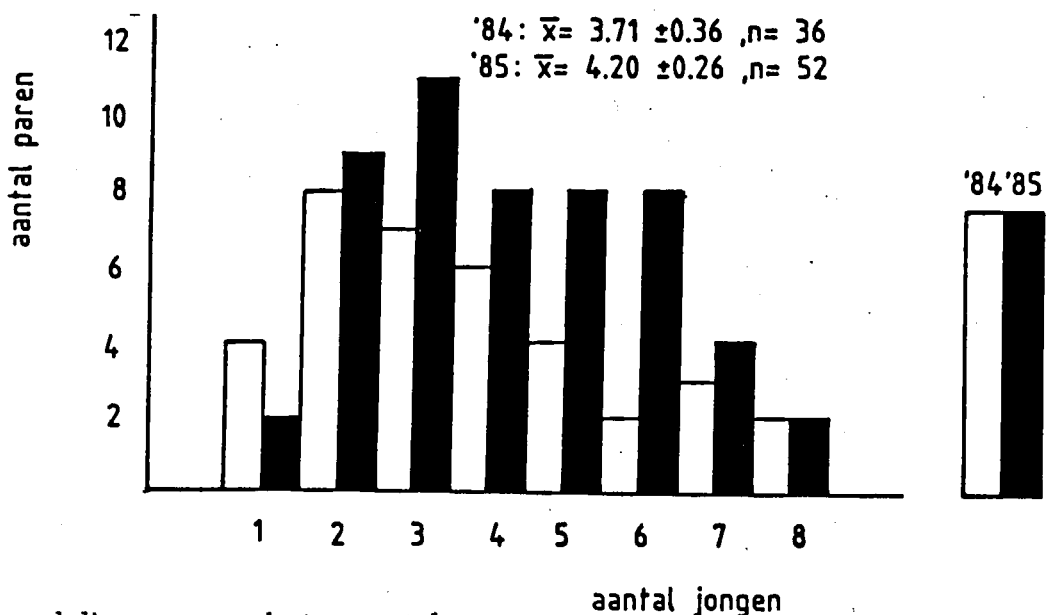
(a)

Kleurfase ouders	Aantal grootgebrachte jongen per succesvol broedpaar (gemiddelde \pm standaardfout)			Aantal paren	Jaar
	wit	grauw	totaal		
wit σ x wit ϕ	4.33 \pm 0.73	0	4.33 \pm 0.73	9	1984
	3.25 \pm 0.59	0	3.25 \pm 0.59	8	1985
wit σ x grauw ϕ	2.00 \pm 1.00	1.67 \pm 1.20	3.67 \pm 1.77	3	1984
	1.00 \pm 0.41	2.50 \pm 0.65	3.50 \pm 0.50	4	1985
grauw σ x wit ϕ	0.92 \pm 0.31	2.46 \pm 0.47	3.38 \pm 0.47	13	1984
	1.40 \pm 0.37	2.65 \pm 0.30	4.05 \pm 0.42	20	1985
grauw σ x grauw ϕ	0.78 \pm 0.46	2.78 \pm 0.55	3.56 \pm 0.80	9	1984
	0.44 \pm 0.70	4.39 \pm 0.49	4.83 \pm 0.46	18	1985
totaal	1.88 \pm 0.37	1.82 \pm 0.31	3.71 \pm 0.36	34	1984
	1.32 \pm 0.23	2.84 \pm 0.30	4.20 \pm 0.26	50	1985

(b)

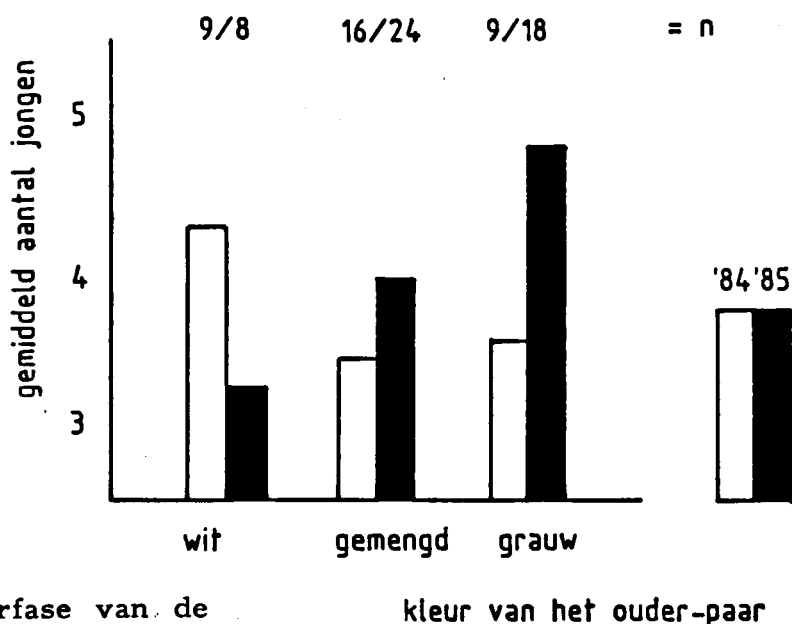
totaal aantal jongen:	1984 versus 1985	p < 0.25
aantal jongen 1984:	witte paren versus grauwe paren	p < 0.25
aantal jongen 1984:	witte paren versus gemengde paren	p < 0.25
aantal jongen 1985:	witte paren versus grauwe paren	p < 0.05
aantal jongen 1985:	gemengde paren versus grauwe paren	p < 0.10

Tabel 4: Broedsucces uitgesplitst naar kleurfasen van zowel ouders als jongen (a) en overschrijdingskansen voor getoetste verschillen via de Student's t-test (b).



Figuur 3

Frequentieverdeling van het aantal jongen per succesvol paar (broedsgrootte), in 1984 en 1985.



Figuur 4

Verband tussen de kleurfase van de ouders en het aantal grootgebrachte jongen.

In 1984 is dat niet het geval. Deze gegevens zijn nog eens gevisualiseerd in figuur 4. We zien dat in 1984 witte paren meer jongen lijken groot te brengen dan gemengde en grauwe paren. Dit verschil is niet significant. In 1985 brengen witte paren echter significant minder jongen groot dan grauwe paren.

Gemengde paren lijken ook minder jongen groot te brengen dan grauwe paren, maar dit blijkt niet significant. Kijken we nog eens naar tabel 4, dan zien we dat er in 1984 evenveel witte jongen werden grootgebracht als grauwe jongen. In 1985 vlogen echter minder witte jongen uit. Op basis van de genfrequentie van de witte eigenschap bij de succesvolle ouders en de wijze van overerving berekenden we hoeveel procent witte jongen we verwachtten in beide onderzoeksjaren. Dit hebben we vergeleken met de gevonden percentages. Voor 1984 verwachtten we 50.1% en vonden we 49.1% witte jongen (n=126). Het gevonden percentage week daarmee niet af. Voor 1985 echter verwachtten we 39.1% witte jongen en vonden we 31.4% (n=210). Dit is wél een significant verschil ($p \approx 0.011$). Dit betekent dat in 1985 dus minder witte jongen werden grootgebracht dan we hadden

verwacht op grond van de kleur van de ouders en de daarmee samenhangende wijze van overerving.

In tabel 5 staan de aantallen mislukte en succesvolle paren uitgesplitst naar kleurfase. In 1984 mislukten van de paren waarvan we het broedresultaat wisten 32.0%, in 1985 35.9%. Kijken we naar welke paren mislukten, dan vinden we in 1984 geen verschillen voor paartjes van verschillende kleur, maar in 1985 mislukten significant meer paren waarvan één of beide ouders wit waren.

Opgesplitst naar geslacht blijken in 1985 zowel witte mannetjes als witte vrouwtjes significant vaker te mislukken ($X^2=4.14$ resp. 3.97, $df=1$, $p < 0.05$).

	1984			1985		
	mislukt	succesvol	totaal	mislukt	succesvol	totaal
witte paren	5	9	14	12	8	20
gemengde paren	4	16	20	11	24	35
grauwe paren	7	9	16	5	18	23
totaal	16	34	50	28	50	78
chi-kwadraat toets	$X^2=2.43$	df = 2	p < 0.25	$X^2=7.36$	df=2	p < 0.05

Tabel 5: Verdeling van mislukte en succesvolle paartjes, uitgesplitst naar kleurfase.

4.6. Gewichten

In tabel 6 staan de gemiddelde gewichten van mannetjes en vrouwtjes van succesvolle en mislukte paren uit 1985. Mannetjes zijn steeds aanzienlijk zwaarder dan vrouwtjes. Succesvolle vogels wegen gemiddeld iets meer dan niet-succesvolle. Voor mannetjes is dit verschil significant, voor vrouwtjes niet. Wanneer we de gewichten van de ouders bij elkaar optellen, blijkt er ook een significant verschil te bestaan tussen wel en niet succesvolle paren.

In tabel 7 zijn broedselgrootte van ouders van verschillende kleurfase vergeleken met het gewicht van die ouders bij elkaar opgeteld. Ook het gewicht van mislukte paren staat in deze tabel. We zien dat hoewel de verschillen klein zijn, en de spreiding groot, er toch een verband bestaat tussen het gewicht van de ouders en de broedselgrootte: de mislukte paren zijn het lichtst en overeenkomend met een toenemend aantal grootgebrachte

(a)

	gemiddelde \pm standaardfout	Range
succesvolle paren	22.0 \pm 0.2 kg	19.9 - 24.3 kg
mannetjes (n=46)	12.5 \pm 0.1 kg	10.5 - 14.3 kg
vrouwtjes (n=46)	9.5 \pm 0.1 kg	8.1 - 11.5 kg
mislukte paren	21.4 \pm 0.2 kg	20.1 - 22.7 kg
mannetjes (n=16)	12.1 \pm 0.2 kg	11.0 - 13.1 kg
vrouwtjes (n=16)	9.3 \pm 0.2 kg	8.8 - 10.0 kg

(b)

succesvolle $\delta\delta$	versus mislukte $\delta\delta$	p < 0.025
succesvolle ♀♀	versus mislukte ♀♀	p < 0.10
succesvolle paren	versus mislukte paren	p < 0.05

Tabel 6: Gewichten van volwassen knobbelzwanen, gevangen in augustus/september 1985 (a) en overschrijdingskansen voor getoetste verschillen via de Student's t-test (b).

1985	gemiddeld aantal jongen per paar	gemiddeld gewicht per paar \pm standaardfout	aantal paren
mislukte paren	0	21.43 \pm 0.19 kg	16
witte paren	3.25	21.65 \pm 0.46 kg	6
gemengde paren	3.96	21.77 \pm 0.19 kg	20
grauwe paren	4.83	21.91 \pm 0.25 kg	15

Tabel 7: Broedsucces en gewicht van mislukte paren, en van succesvolle paren uitgesplitst naar kleurfase. Gegeven gewichten zijn de som van de gewichten van beide ouders. Gegevens van broedparen waarbij legselgrootte-beperking is toegepast, zijn niet in de berekening meegenomen.

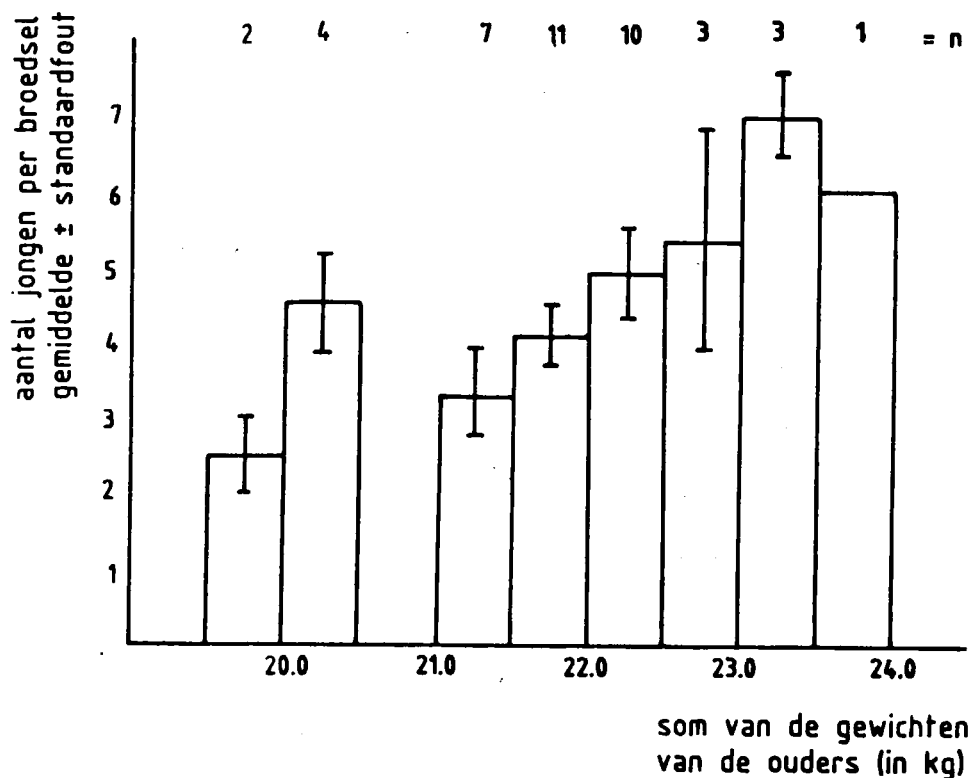
jongen zijn de grauwe paren zwaarder dan paren met één of twee witte ouders.

In figuur 5 is de broedselgrootte nog eens uitgezet tegen het gewicht van de beide ouders samen, maar nu onafhankelijk van de kleurfase van de ouders. Ook nu zien we de trend dat zwaardere ouders meer jongen grootbrengen (trend-toets van Kruskal-Wallis (De Jonge 1963), $p < 0.056$).

Figuur 5

Verband tussen het totaalgewicht van het ouderpaar en broedselgrootte, gevonden in 1985.

Gegevens over paren waar legselgrootte-beperking werd toegepast, zijn niet in de berekeningen meegenomen.



5. Discussie

In 1985 werd het aantal broedgevallen van de knobbelzwaan in de provincie Groningen geschat op 140-160. Dit is aanzienlijk meer dan de 80-90 paar die voor de periode 1970-80 opgegeven wordt (Boekema et al. 1983). Of er sprake is van een toename of dat er beter geïnventariseerd is, blijft onduidelijk. In Drenthe werd in de jaren zeventig een toename geconstateerd (van Dijk en van Os 1982), in de rest van Nederland bleven de aantallen ongeveer constant (Teixeira 1979). Het is waarschijnlijk dat afschot van knobbelzwanen een belangrijke aantalsregulerende factor is in ons land. Als gevolg van vermeende landbouwschade werden in de afgelopen tien jaar jaarlijks circa 2000 knobbelzwanen afgeschoten in Nederland (Lemmens 1984). Voor zover bekend vindt echter maar weinig afschot plaats in Groningen en Drenthe. Naast afschot wordt legselgroottebeperking (het schudden of verwijderen van een aantal eieren) toegepast als aantalsregulerende maatregel. In Groningen is tot nu toe van officiële zijde weinig bekend over de schaal waarop dit plaatsvindt, maar het is door ons bij zeker een tiental paren vastgesteld. Vaak betrof het een lokaal initiatief. Het komende jaar zal meer aandacht worden besteed aan de mate waarin legselgroottebeperking wordt gehanteerd.

De winter van 1985 was streng, maar heeft geen afname van het broedvogelbestand tot gevolg gehad. Noch in het Oldambt, noch in het weidegebied ten westen van de stad Groningen was er verschil in broedvogelaantallen tussen 1984 en 1985. In de Baltische populatie treedt tijdens strenge winters enorme sterfte op als gevolg van verhongering (Andersen-Harild 1981). Dit geldt ook voor Nederland: na de winter van 1979 was het aantal broedparen in zowel Drenthe als de Achterhoek ongeveer gehalveerd (van Dijk en van Os 1982, Grotenhuis et al. 1985). De verklaring voor het feit dat we na de afgelopen strenge winter geen afname vonden ligt vermoedelijk in het feit dat er in 1985 vrij weinig sneeuw is geweest, in tegenstelling tot de winter van 1979. De hoeveelheid sneeuw lijkt in een strenge win-

ter dus een belangrijke invloed te hebben op de wintersterfte door de beperking van fourageermogelijkheden.

De broedvogelverspreiding komt opvallend goed overeen met de situatie in 1973-77 (Teixeira 1979). Ook toen ontbraken in verscheidene atlasblokken van het noordelijke kustgebied, Duurswold, Westerwolde en de Veenkoloniën broedgevallen.

Broedvogels lijken lokaal te overwinteren, op een enkele uitzondering na. Het voordeel hiervan boven wegtrekken naar verder zuidwaarts gelegen gebieden zou kunnen zijn dat de vogels op de hoogte blijven van de lokale weerssituatie. Zodra de omstandigheden verbeteren, kunnen ze dan snel hun territorium weer bezetten. Voorlopig kan deze veronderstelling, door gebrek aan intensieve ringafleesactiviteiten in de rest van Nederland, echter niet hard worden gemaakt.

Op grond van waarnemingen nemen we aan dat onze broedvogels lokaal geboren zijn. Dit beeld komt overeen met dat van een onderzoek in Engeland, waaruit bleek dat het merendeel van de broedvogels in het onderzoeksgebied binnen een straal van tien kilometer geboren was (Coleman en Minton 1979). Als dat beeld klopt kunnen we in 1988 de eerste broedgevallen verwachten van door onszelf in de provincie geringde jongen, die dan de geslachtsrijpe leeftijd bereiken zullen hebben. Anderzijds lijkt er een geringe, maar continue influx te zijn van vogels uit de Baltische populatie. Dit zijn vogels die zich na strenge winters hier als broedvogel vestigen.

De vroeger in Nederland in zwanendriften voor het dons gekweekte knobbelzwanen waren voornamelijk van de witte kleurfase. Toen de zwanendriften in onbruik raakten ontsnapten de vogels en 'verwilderden' (Ruitenbeek en Andersen-Harild 1979). Van de vroeger in strenge winters in Nederland aanwezige wilde knobbelzwanen is de kleurfase onbekend. Het is echter aannemelijk dat deze zwanen afkomstig waren uit het Oostzeegebied, waar het aandeel witte vogels slechts zo'n twee procent bedraagt (Ruitenbeek en Andersen-Harild 1979). De wilde (grauwe) knobbelzwanen zouden zich hebben vermengd met

onze tamme (witte) vogels en zo zou de Nederlandse broedvogelpopulatie zijn ontstaan. Ook tegenwoordig zien we dit effect nog optreden. De geleewiekte vogels die we vonden waren bijna allemaal van de witte kleurfase, de vanuit de Baltische populatie geïmigreerde vogels waren allen grauw.

De strenge winter van 1985 lijkt op het eerste gezicht geen invloed gehad te hebben op het broedsucces. Na een strenge winter verwachtten we dat de broedvogels een slechte conditie zouden hebben, hetgeen zou kunnen resulteren in slechtere broedresultaten dan na een zachte winter. Dit bleek echter niet het geval te zijn. Deze gegevens komen overeen met onderzoeksresultaten uit Denemarken en Zweden, waar de strengheid van de winter geen invloed had op het broedsucces van de zwanen die de winter overleefd hadden (Andersen-Harild 1981, Nilsson 1979). In deze landen gaat het bijna uitsluitend om knobbelzwanen van de grauwe kleurfase. Na de winter van 1985 bleken vogels van de witte kleurfase in Groningen vaker te mislukken en minder jongen groot te brengen. Witte paren bleken een lager gewicht te hebben dan grauwe paren.

We hebben de gewichten nog niet gecorrigeerd voor de grootte van de vogels. Dit is nodig omdat een grote vogel van bijvoorbeeld 11.0 kg. waarschijnlijk minder vet is dan een kleinere vogel van hetzelfde gewicht. Voorlopig nemen we echter aan dat gewicht een maat is voor conditie. Het lijkt er dan dus op dat vogels met een slechtere conditie minder jongen grootbrengen. Dit geldt voor vogels van verschillende kleurfase, maar ook in z'n algemeenheid. Waarom witte vogels een lager gewicht hebben is niet zeker, waarschijnlijk zijn ze kleiner. Dit geldt in elk geval voor jongen van de witte kleurfase (Ruitenbeek en Andersen-Harild 1979). Het geringe aantal witte jongen kan een effect zijn van de conditie van de ouders, maar het kan ook komen door grotere sterfte onder witte jongen vergeleken met grauwe jongen. De zomer van 1985 was nat en koud, waarvoor witte jongen gevoeliger zouden kunnen zijn dan grauwe omdat ze gemiddeld iets

kleiner en iets minder zwaar zijn. In Amerika werd gevonden dat de sterfte onder witte jongen gedurende de periode tussen geboorte en uitvliegen 14% hoger was (Reese 1980). We beschikken helaas nog niet over directe gegevens over jongensterfte. Ook kunnen we niet nagaan of witte jongen hier inderdaad kleiner of lichter zijn dan grauwe jongen, omdat we de leeftijd van de jongen niet kennen. Om de leeftijd van de jongen te kunnen herleiden zullen we het komend seizoen een groeicurve maken van jonge knobbelzwanen.

Gegevens over legdatum en aantallen eieren ontbreken nog, omdat we de broedparen niet intensief hebben gevolgd. Deze gegevens kunnen meer inzicht verschaffen in de achtergronden over verschillen in broedsucces. Vogels met een slechte voorjaarsconditie hebben twee opties. Enerzijds kunnen ze minder eieren leggen, anderzijds kunnen ze het leggen van eieren nog even uitstellen om eerst meer conditie op te bouwen.

De gewichten van de ouders zijn in een laat stadium van het broedseizoen genomen. Mogelijk zijn deze gewichten geen goede indicator voor de conditie van de vogels aan het begin van het broedseizoen. De vogels zijn bij het vangen in de rui en het ruistadium zou de gewichten kunnen beïnvloeden. In 1986 zal een aantal broedparen intensief worden gevolgd, waarbij ook het gewichtsverloop van de ouders zal worden onderzocht door het broedseizoen heen.

Witte kleurfase vogels lijken na strenge winters minder succesvol te broeden dan grauwe vogels. Grauwe vogels uit de Baltische populatie vestigen zich hier na strenge winters blijvend als broedvogel. Dit kan betekenen dat de witte kleurfase geleidelijk in aantal zal afnemen en zich zal stabiliseren op een laag niveau zoals we dat vinden in natuurlijke, wilde populaties knobbelzwanen. Wellicht zijn witte kleurfase knobbelzwanen minder 'winterhard', daarom zouden ze dan ook weinig voorkomen in de Baltische populatie.

Nu ook 1986 een strenge winter blijkt te worden, biedt dit uitstekende perspectieven om het komend broedseizoen

dieper in te gaan op de factoren die het broedsucces bepalen. Daartoe behoort ook legselgrootte-beperking. Voorts zullen we in 1986 proberen te achterhalen waar de onvolwassen vogels en mislukte broedparen uit Groningen de rui doorbrengen. Daarvoor zullen we in de zomer langs het IJsselmeer zoeken en proberen onze geringde vogels af te lezen.

6. Dankwoord

Zonder de bereidwillige hulp van tientallen vogelaars die meewerken aan het onderzoek door het beschikbaar stellen van gegevens en het helpen bij vangacties kan dit onderzoek niet worden uitgevoerd. Henk Bakker, Sjoerd Dirksen, Fred Prak en Edwin Witter hebben zich de moeite getroost dit verhaal door te wroeten en van kritiek te voorzien. Ruurd Noordhuis hielp met enige berekeningen. Edwin Witter maakte de grafieken in 't net. Voor het knobbelzwanen onderzoek werd financiële steun verkregen van de Provincie Groningen en de Gemeente Groningen, het Heymans en Thijsse Fonds en de vereniging Avifauna Groningen.

Tot slot dient ook de welwillende toestemming van talloze landeigenaren genoemd te worden. Een ieder wordt bedankt voor zijn/haar inbreng.

7. Literatuur

- Andersen-Harild, P. 1981, Population-dynamics of *Cygnus olor* in Denmark. Proc. Int. Swan Symp. Sapporo.
- Andersen-Harild, P. 1982, Hvad er polske svanner? Fugle 5: 31-32.
- Atkinson-Willes, G.L. 1981, The numerical distribution and conservation requirements of swans in northwest Europe. Proc. Int. Swan Symp. Sapporo.
- Boekema, E.J., P. Glas en J.B. Hulscher 1983. Vogels van Groningen. Wolters-Noordhof, Groningen.
- Coleman, A.E. en C.D.T. Minton 1979, Pairing and breeding of Mute Swans in relation to natal area. Wildfowl 30: 27-30.
- Van Dijk, A.J. en B.L.J. van Os, 1982. Vogels van Drenthe. Van Gorcum, Assen.
- Van Dijk, K. 1980. Knobbelzwanen in de stad Groningen in de strenge winter van 1978-79. Grauwe Gors 8(1): 18-23.
- Van Dijk, K. 1983. Knobbelzwanen in de stad Groningen in strenge winters. Grauwe Gors 11(1): 10-20.
- Grotenhuis, J., F. Hustings, R. Kwak en R. Lanjouw, 1985. Broedvogels van Winterswijk. K.N.N.V. Hoogwoud.
- Hustings, M.F.H., R.G.M. Kwak, P. F.M. Opdam en M.J.S.M. Reijnen 1985. Vogelinventarisatie. Achtergronden, richtlijnen en verslaglegging. Pudoc, Wageningen.
- De Jonge, H. 1963. Inleiding tot de medische statistiek, deel 1. Wolters Noordhof, Groningen.
- Lemmens, R.H.M.I. 1984. De knobbelzwaan in Nederland, een lust of een last. S.B.B.-rapport.
- Munro, R.E., L.T. Smith en J.J. Kupa 1968. The genetic basis of color differences observed in the Mute Swan (*Cygnus olor*). Auk 85: 504-505.
- Niesen, F. en W.J. Resoort, 1942. De strenge winter van 1942 in Kennerland. Limosa 15: 71-93.
- Nilsson, L. 1979. Variation in the production of young of swans wintering in Sweden. Wildfowl 30: 129-134.

- Osieck, E.R. en J.E.Winkelman 1983.
Ringwerk in Nederland in 1961-
1980. *Limosa* 56(2): 45-58.
- Van der Ploeg D.T.E., W. de Jong,
M.J.Swart, J.A. de Vries, J.H.P.
Westhof, A.G. Witteveen en B. van
der Veen 1976. *Vogels in Fries-
land. Deel 1. De Tille, Ljouwert.*
- Reese, J.G. 1980. Demography of
European Mute Swans in
Chesapeake Bay. *Auk* 97: 449-464.
- Ruitenbeek, W. en P. Andersen-Harild
1979. *De Knobbelzwaan. Kosmos,
Amsterdam.*
- Teixeira, R.M. 1979. *Atlas van de
Nederlandse Broedvogels. Natuur-
monumenten, 's-Graveland.*
- Timmerman, A. 1957. Wilde knobbel-
zwanen op het wildreservaat het
Zwarte Meer. *Limosa* 30: 183-191.
- Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen
1985. *Projectbeschrijving.*

