

Kleine Zwanen *Cygnus bewickii* in het IJsselmeergebied na Brouwer en Tinbergen.

Is de beste tijd voorbij?

Ruurd Noordhuis & Ingrid Tulp

Het IJsselmeergebied is ook na Brouwer en Tinbergen van betekenis gebleven voor de Kleine Zwaan. De effecten van de afsluiting van de Zuiderzee zijn echter niet de laatste belangrijke verandering die ze voor de kiezen hebben gekregen. De beschikbaarheid van waterplanten als voedsel is ook later aan sterke veranderingen onderhevig geweest. Eerst als gevolg van eutrofiëring van het water en later als resultaat van de maatregelen ter bestrijding daarvan. Daarnaast lijkt ook de sterke toename van de wilde populatie Knobbelswanen een rol te spelen.

Het hiervoor herdrukte artikel van Brouwer en Tinbergen is één van de meest opvallende artikelen die voor de oorlog in *Limosa* zijn gepubliceerd (Brouwer & Tinbergen 1939). Ten tijde van de oorspronkelijke publicatie was nog maar net duidelijk geworden dat de grote groepen zwanen die al voor de afsluiting van de Zuiderzee langs de Friese kust foerageerden vrijwel uitsluitend uit Kleine Zwanen bestonden en niet uit Wilde Zwanen *C. cygnus*, die tot dan toe in Nederland als ruimschoots meest algemene geelsnavelige zwaan werd beschouwd (ten Kate 1930). Deze ontdekking heeft Brouwer en Tinbergen klaarblijkelijk geïnspireerd tot een opmerkelijk breed opgezet ecologisch onderzoek aan deze vogels. De uitgebreide beschrijving van de veranderingen die zich rond de afsluiting van de Zuiderzee met betrekking tot de verspreiding van Kleine Zwanen en hun voedselbronnen hebben voltrokken, maakt een vergelijking met de huidige situatie bijzonder interessant. In het onderstaande verhaal wordt geprobeerd de lijn van ontwikkelingen die door Brouwer en Tinbergen werden beschreven door te trekken naar het heden.

Methoden

Om de ontwikkelingen sinds de jaren dertig te beschrijven, is in de eerste plaats gebruik gemaakt van reeksen gegevens die bijeen zijn gebracht in het kader van een landelijk programma Biologische Monitoring dat wordt gecoördineerd door het Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA; onderdeel van Rijkswaterstaat) in

Lelystad. Het betreft enerzijds maandelijkse watervogeltellingen in de randmeren, tegenwoordig uitgevoerd door medewerkers van Provincie Flevoland (voorheen Staatsbosbeheer en NBLF) en verzameld, bewerkt en opgeslagen door Sovon. Anderzijds worden gegevens over waterplanten gebruikt (soortkarteringen), verzameld door Directie IJsselmeergebied van Rijkswaterstaat en door het RIZA. Daarnaast zijn in opdracht van Rijkswaterstaat in de Veluwerandmeren tevens karteringen uitgevoerd door Bureau Waardenburg, waarbij de posities van groepen foeragerende watervogels zijn ingetekend. Deze zijn gebruikt om inzicht te krijgen in het ruimte- en dieptegebruik van de zwanen in relatie tot de verspreiding van waterplanten.

Ontwikkelingen van de beschikbaarheid van waterplanten

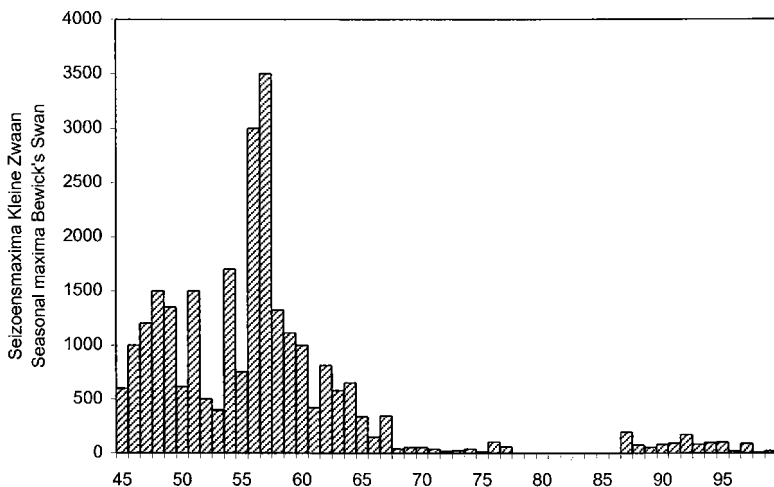
Zeegras verdwenen Sinds de door Brouwer en Tinbergen beschreven ontwikkelingen in de ondergedoken flora onder invloed van de afsluiting van de Zuiderzee hebben zich andere grote veranderingen voorgedaan in de verspreiding van de waterplanten in het gebied. De uitgebreide zeegrasvelden zijn niet alleen langs de Friese kust verdwenen. Mede als gevolg van de afsluiting van de Zuiderzee, in combinatie met een schimmelziekte en twee opeenvolgende uitzonderlijk zonarme jaren, verdwenen in de jaren dertig ook de velden uit de Waddenzee en omliggende gebieden. Als gevolg van een vergrote slibvracht en de schelpdiervisserij in de Waddenzee is deze vegetatie nooit in de oude omvang teruggekeerd, terwijl recente herintro-

ductieprojecten slechts in beperkte mate successen hebben geboekt (van Katwijk 2000, in druk). Tegenwoordig is zeegras voor Kleine Zwanen geen voedselbron van betekenis meer.

Eutrofiëring beïnvloedt vegetatie Ook in de fonteinkruid- en kranswervegetaties die zich in het IJsselmeer ontwikkelden, hebben zich echter sinds de tijd van Brouwer en Tinbergen forse veranderingen voorgedaan. Voor een deel zijn zulke veranderingen natuurlijk veroorzaakt door de inpolderingen, maar in de overgebleven wateren is het vooral de eutrofiëring die hierin een grote rol heeft gespeeld. Door de toevoer van onder meer kunstmest, afval van de pluimvee-industrie op de Veluwe en fosfaten uit wasmiddelen werden de Nederlandse oppervlaktewateren na de oorlog steeds meer opgeladen met voedingsstoffen. Aanvankelijk betekende dat een extra weelderige plantengroei in de meren. Zo zijn er uit het begin van de jaren vijftig nog beschrijvingen over een bijzonder weelderige ondergedoken vegetatie rond de monding van het Zwarte Water, dat voedselrijk water aanvoerde naar het Zwarte Meer. Naast diverse soorten kranswieren kwamen in die vegetatie niet minder dan zeven fonteinkruidsoorten voor (Mörzer Bruijns & Timmerman 1953, Dresscher 1954). In deze periode foerageerden jaarlijks zo'n 1000 tot 2000 Kleine Zwanen in het Zwarte Meer (figuur 1), terwijl ook zeldzame planteneeters als Krooneenden *Netta rufina* en Witoogeenden *Aythya nyroca* spectaculaire aantallen bereikten (met als uitschieters 650 Krooneenden en 100 Witoogeenden in september 1953; Timmerman 1962, Timmerman & Koridon 1963).

Met het doorzetten van de eutrofiëring kunnen de planten de voedingsstoffen echter niet meer allemaal opnemen en ontstaat opbloei van fytoplankton. Als dit stadium is bereikt stort de vegetatie van ondergedoken hogere planten (en kranswieren) in door gebrek aan licht. In het Zwarte Meer waren de kranswieren, die in 1957 nog rijkelijk aanwezig waren, in 1962 geheel verdwenen. De fonteinkruiden namen aanvankelijk toe en bereikten hun top pas in 1960 (Bick & van Schaik 1980), waarschijnlijk als gevolg van verminderde concurrentie met kranswieren (van den Berg 1999, van den Berg *et al.* 2002), maar niet lang daarna verdwenen ook deze planten. Het verloop van het aantal Kleine Zwanen weerspiegelt de toename en de daaropvolgende afname van het fonteinkruid (figuur 1).

Schedefonteinkruid houdt stand Ook in andere delen van het IJsselmeergebied werd de ondergedoken vegetatie door eutrofiëring van het water beïnvloed. In het huidige Veluwemeer en Drontermeer, die ontstonden toen in juli 1956 de dijken rond het huidige Oostelijk Flevoland werden gesloten, ontwikkelde zich in de jaren daarna eveneens een weelderige onderwatervegetatie, gepaard met grote aantallen herbivore watervogels. Ook hier stortte de vegetatie in toen algenbloei begon op te treden, in dit geval met name van 1969 op 1970. Hier wist echter één waterplantensoort zich min of meer te handhaven, zij het in verlaagde dichtheden: het Schedefonteinkruid *Potamogeton pectinatus*, dat relatief goed bestand is tegen troebel water (figuur 2a). Ook in het Wolderwijd en het Gooimeer, tien jaar later ontstaan bij de voltooiing



Figuur 1. Seizoensmaxima van de Kleine Zwaan in het Zwarte Meer, 1945/46-1999/2000 (m.m.v. G. Gerritsen). Seasonal maxima of numbers of Bewick's Swans in Lake Zwarte Meer, 1945/46-1999/2000.

van Zuidelijk Flevoland, was deze soort in de jaren zeventig en tachtig nagenoeg als enige present (Noordhuis 1997).

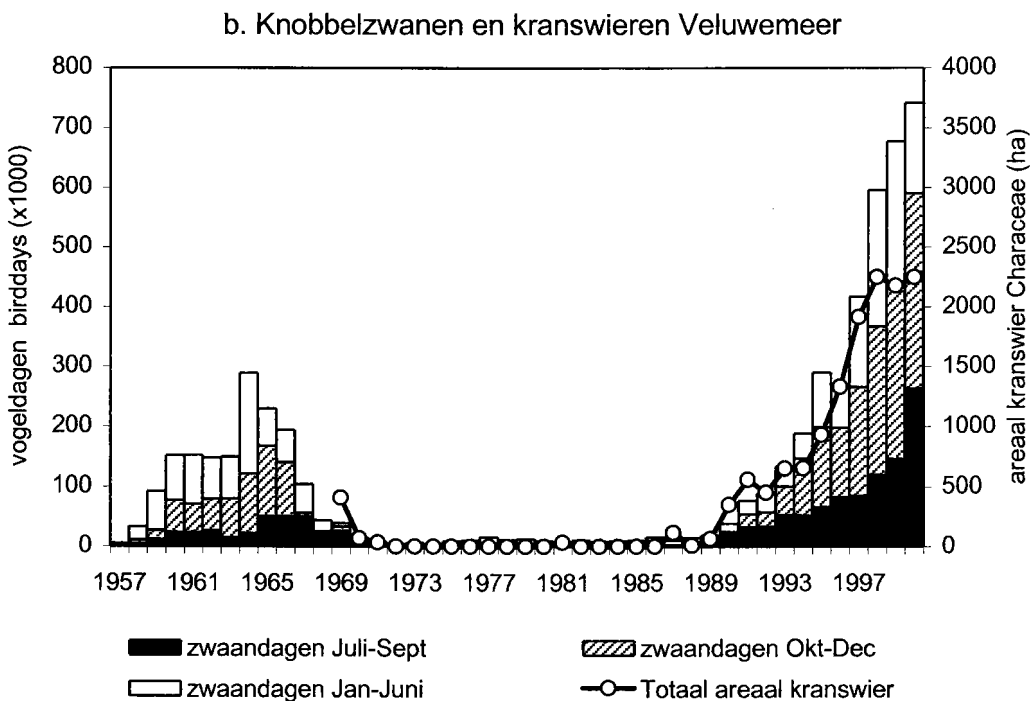
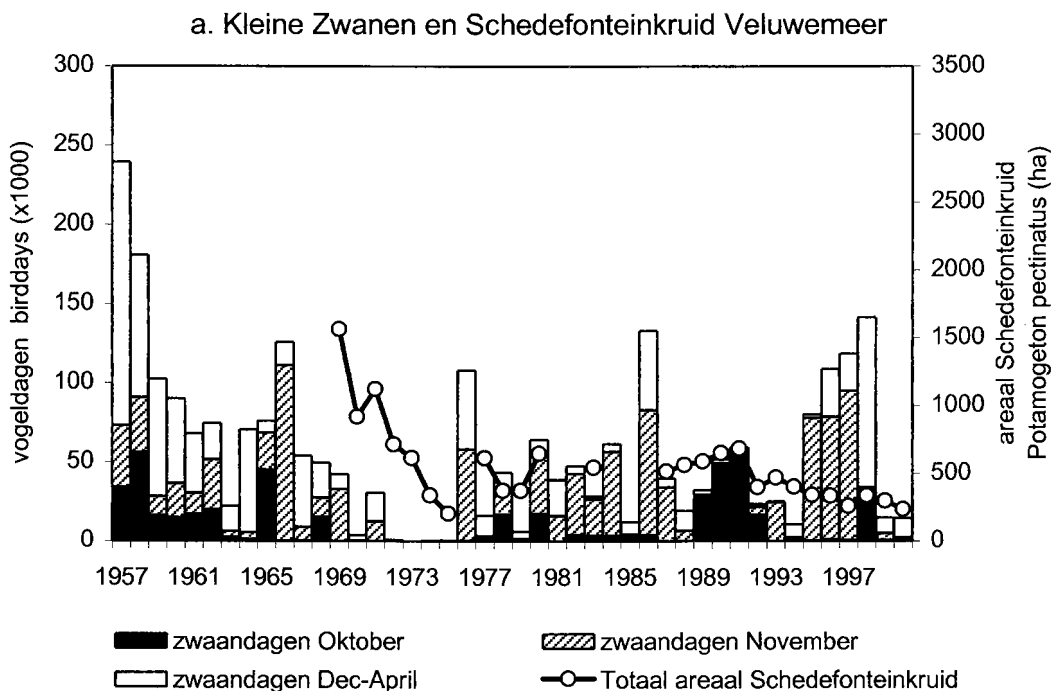
Als de Kleine Zwanen in oktober arriveren, is het loof van het fonteinkruid al verdwenen. In de bodem blijven echter wortelknolletjes achter die een grote hoeveelheid reservevoedsel bevatten en waaruit in het voorjaar de nieuwe planten groeien. In Brouwer en Tinbergen wordt prachtig beschreven hoe de Kleine Zwanen van deze eiwitrijke voedselbron profiteren door met hun poten trappelkuilen te maken waarin de knolletjes bloot komen te liggen. In het Veluwemeer is de Kleine Zwaan dankzij deze knolletjes eigenlijk de enige watervogelsoort die na het eind van de jaren zestig in aantallen van betekenis is blijven komen (figuur 2a). Terwijl de rol van de meren rond de IJsselmonding min of meer was uitgespeeld bivakkeerden, afgezien van een slechte periode in de eerste helft van de jaren zeventig, jaarlijks gemiddeld c. 1500 vogels in de oostelijke en zuidelijke randmeren (Drontermeer t/m Gooimeer), waarvan gemiddeld c. 1000 in het Veluwemeer.

Bij een populatiegrootte die destijds werd geschat op c. 17 000 was dit een concentratie van internationale betekenis. Mede daardoor bestaat er al lange tijd veel belangstelling voor het reilen en zeilen van deze soort. Met name aan de relatie tussen Kleine Zwanen en fonteinkruiden is dan ook, aanvankelijk in het Veluwemeer en het Lauwersmeer maar later ook in de Russische broedgebieden, veel onderzoek gedaan door Rijksuniversiteit Groningen, Rijkswaterstaat en recent het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek. In het Veluwemeer en het Lauwersmeer bleek daarbij dat de zwanen de fonteinkruidvelden systematisch afwerken waarbij ze de knolletjes exploiteren tot de dichtheid een zekere ondergrens heeft bereikt (Beekman *et al.* 1991, van Eerden 1997), afhankelijk van diepte en bodemgesteldheid (Nolet *et al.* 2001).

Herstel van de vegetatie In de jaren zeventig werd duidelijk wat de gevolgen waren van eutrofiëring van het oppervlaktewater: troebel water met drijfslagen van blauwalgen die stankoverlast veroorzaken en gifstoffen produceren, en bovendien een drastische vermindering van de diversiteit van de flora en fauna. Door een combinatie van landelijke (mestwetgeving, fosfaatvrije wasmiddelen) en lokale maatregelen (defosfatering in waterzuiveringsinstallaties,

doorspoeling) werd de overmatige toevoer van voedingsstoffen verminderd. In de tweede helft van de jaren tachtig begonnen deze maatregelen vruchten af te werpen. In het Veluwemeer, en ook in het Wolderwijd, werd vanaf 1987 naast Schedefonteinkruid ook Doorgroeid Fonteynkruid *P. perfoliatus* weer in toenemende mate aangetroffen. Veel spectaculairder was hier echter de opmars van kranswier in de loop van de jaren negentig. Aanvankelijk kleine veldjes op de meest ondiepe plaatsen breidden zich in tien jaar tijd als olievlekken uit over de meren (figuur 2b; van den Berg 1999, Noordhuis 1997). Met de vegetatie vergrootte zich ook de diversiteit van de aquatische fauna en de huidige situatie lijkt sterk op beschrijvingen van het ecosysteem van het Veluwemeer in de jaren zestig (Leentvaar 1961, 1966). Minstens zo opvallend is echter de overeenkomst met de vegetatie die door Brouwer en Tinbergen voor de jaren dertig werd beschreven, betreffende de situatie voor de kust van Hoophuizen. Zowel de huidige zonering van plantensoorten (o.a. de Witte *et al.* 2000) als de begeleidende fauna is tot in de details vergelijkbaar met die in de jaren dertig.

Een soortgelijk herstelproces heeft zich voltrokken in het Wolderwijd en meer recent verbeterd ook de situatie in het Drontermeer en het Vossemeer, die nu water van betere kwaliteit uit het Veluwemeer ontvangen. Langzaam verbetert ook de situatie in het Zwarte Meer. In de zuidelijke randmeren (Eemmeer en Gooimeer) verbetert ook de waterkwaliteit (o.a. doorzicht), maar door de grotere diepte komt hier een kleiner deel van het licht op de bodem terecht en de waterplanten hebben nog niet op de verbetering gereageerd. In het IJsselmeer en Markermeer was gedurende een groot deel van de jaren negentig sprake van forse uitbreiding van de vegetatie, toen het doorzicht in mei en juni een aantal jaren lang beter was dan voorheen. Daardoor werd met name het gebied voor de Friese kust, met de meest uitgestrekte ondiepten, interessant als voedselgebied. De tot dan toe gebruikelijke nazomerconcentraties van Knobbelzwanen *C. olor* langs de dijk Enkhuizen – Lelystad verplaatsten zich naar dit gebied (Platteeuw *et al.* 2000), en in oktober 1994, 1995 en 1997 foerageerden er ook ongewoon grote aantallen Kleine Zwanen (Sovon Ganzen en Zwanenwerkgroep 1996, 1997, 1999). De tijd van voor de afsluiting van de Zuiderzee, toen duizenden zwanen in dit gebied op zeegras foerageerden, leek terug te keren. Na 1997



Figuur 2. a) Aantalsverloop van de Kleine Zwaan (vogeldagen) in combinatie met het verloop van het areaal van Schedefonteinkruid (ha). b) Aantalsverloop van de Knobbelzwaan in combinatie met het verloop van het areaal van kranswier (ha) in het Veluwemeer, 1957/58-2000/01. a) Numbers of Bewick's Swans (birddays) in combination with changes in the area covered with *Potamogeton pectinatus* (ha). b) Numbers of Mute Swans in combination with changes in the area covered with *Chara* spp. (ha) in Lake Veluwemeer in 1957/58-2000/01..

werd deze ontwikkeling echter weer grotendeels teruggedraaid doordat het doorzicht in het voorjaar weer verslechterde (Noordhuis 2000). In twee jaar tijd stortte de vegetatie weer in tot het niveau van omstreeks 1990 en de Kleine Zwanen lieten zich vanaf 1998 hier niet meer zien (Sovon Ganzen en Zwanenwerkgroep 2000, 2001). Voor wat betreft de buitendijks foeragerende vogels zijn de Kleine Zwanen in het IJsselmeergebied daarom nog steeds sterk geconcentreerd in de Randmeren (figuur 3).

Veluwerandmeren: Kleine Zwanen en kranswier

Terwijl de ontwikkeling van de vegetatie in de Veluwerandmeren veel consistentier is dan die in het IJsselmeer, is de reactie van de Kleine Zwanen hier complexer. Doordat de Kleine Zwanen naar het Veluwemeer zijn blijven komen, zaten ze op de eerste rij toen de fontein-kruiddelden zich begonnen te herstellen. De gemiddelde aantallen namen niet duidelijk toe, maar in de jaren 1989-92 waren ze vroeger in het seizoen present; de maxima werden al in oktober vastgesteld, terwijl dat in de tien jaar daarvoor een maand later was (figuur 2a). In 1992, 1993 en vooral in 1994 bleven de aantallen laag. Dat lijkt in overeenstemming met het feit dat de fontein-kruiden tegen die tijd door de opmars van het kranswier weer werden teruggedrongen. Dat proces zette zich echter verder door, terwijl het aantal Kleine Zwanen in 1995-97 juist ongekennde hoogten bereikte. De maandelijkse tellingen leverden aantallen op van c. 3000 vogels in november, terwijl in 1996 de aantallen buiten de reguliere tellingen opliepen tot 6000 á 7000, ongeveer een kwart van de internationale populatie (op dat moment geschat op 25 000).

Door medewerkers van Bureau Waardenburg was in 1994 al vastgesteld dat de Kleine Zwanen in de loop van hun verblijf van Schedefonteinkruid overstapten op kranswier (van der Winden *et al.* 1997), dat ook op een aantal andere vogelsoorten zoals Knobbelswaan, Meerkoet *Fulica atra* en Pijlstaart *Anas acuta* grote aantrekkingskracht bleek uit te oefenen (Noordhuis *et al.* 2002, van der Winden *et al.* 1997). Aan de samenstelling van de uitwerpselen van de Kleine Zwanen was bovendien zichtbaar dat ze daarbij ook in dat geval een sterke voorkeur hadden voor de ondergrondse delen (van der Winden *et al.* 1997). De in het Veluwemeer over-

heersende kranswiersoort (*Chara aspera*) maakt grote aantallen c. 1 mm grote, witte 'bulbillen', orgaantjes met reservestoffen van waaruit in het volgende seizoen een nieuwe plant ontstaat, vergelijkbaar met de wortelknolletjes van Schedefonteinkruid. De restanten van deze bulbillen zijn herkenbaar in de uitwerpselen van de zwanen.

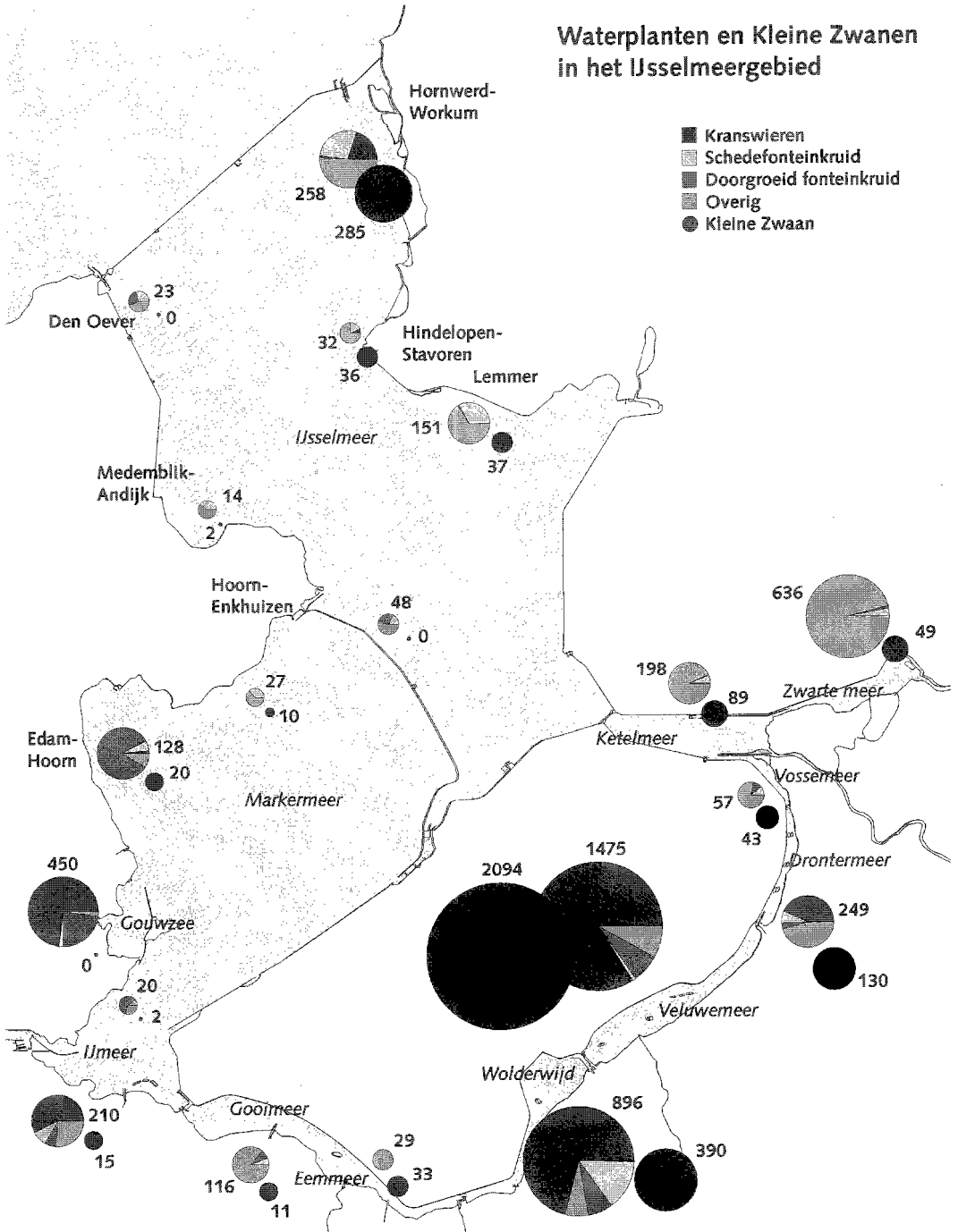
De opmars van kranswier kan niet de reden zijn geweest van de aanwezigheid van de Kleine Zwanen in de oktobermaanden van 1989-92. De hoeveelheid kranswier was toen nog beperkt en het werd al in september grotendeels geconsumeerd door Knobbelswanen en Meerkoeten (Noordhuis *et al.* 2002). De kranswieren namen echter sneller toe dan de vogels, zodat zowel het groeiseizoen van de planten als het verblijf van de vogels zich in de loop van de jaren negentig kon verlengen. De grote aantallen zwanen in de novembermaanden van 1995-97 foerageerden dan ook grotendeels op kranswieren.

Brouwer en Tinbergen hebben geen consumptie van kranswier door Kleine Zwanen kunnen constateren. In de door hen geanalyseerde faeces vonden ze bijvoorbeeld geen resten van Characeae en in de kranswierzone vonden ze in de regel weinig of geen trappelkuilen van zwanen. Volgens hun beschrijving kwamen de kranswieren destijds, althans bij Hoophuizen, niet dieper voor dan c. 40 cm en werden ze bovendien al tijdens de najaarsstormen losgeslagen en op de kust geworpen. Wellicht was er bij aankomst van de zwanen al nauwelijks meer iets over. Daarnaast is het mogelijk dat de velden bestonden uit soorten die geen bulbillen maken, waarmee ze voor de Kleine Zwaan wat minder aantrekkelijk zouden zijn geweest.

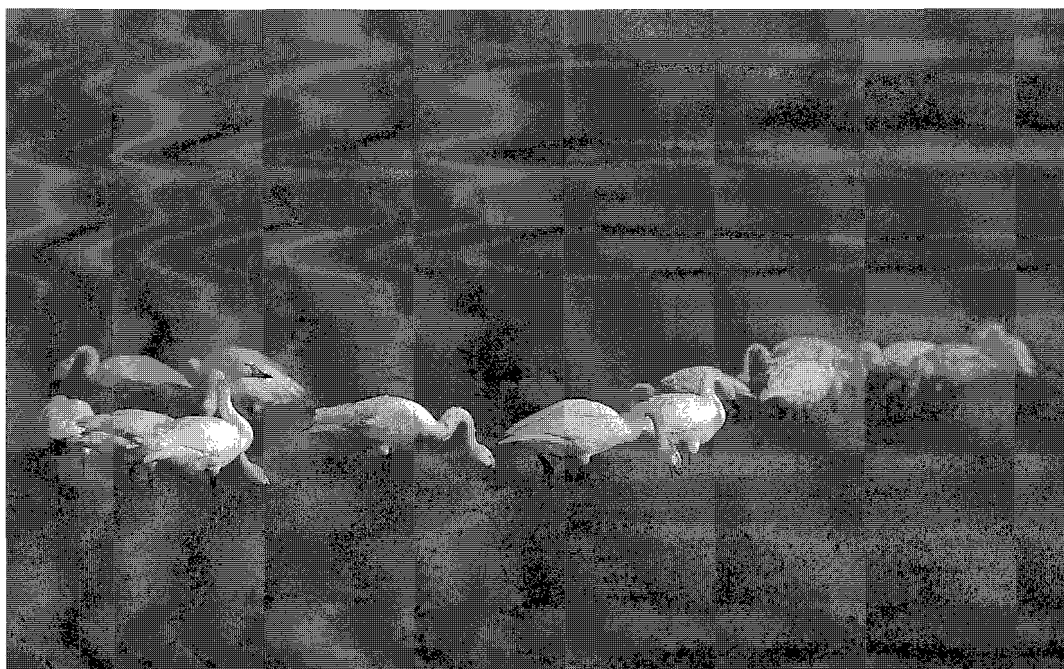
Kleine Zwanen versus Knobbelswanen

Aantalsverloop Er is een laatste factor die sinds Brouwer en Tinbergen sterk is veranderd: de relatie tussen Kleine Zwanen en Knobbelswanen. In hun artikel wordt aan deze relatie weinig of geen aandacht besteed en dat is begrijpelijk; tot na de oorlog broedden wilde Knobbelswanen alleen in beperkte aantallen rond het Zwarte Meer, terwijl de (vele) vogels die in gevangenschap werden gehouden meestal waren geleewiekt. De verhouding van enkele tientallen Knobbelswanen, waarvan enkele ontsnapte vogels met leren halsringen, op meer dan 6000 Kleine Zwanen, zoals beschreven in Brouwer en

Waterplanten en Kleine Zwanen in het IJsselmeergebied



Figuur 3. Verspreiding van waterplanten en buitendijks verblijvende Kleine Zwanen over de telgebieden in het IJsselmeergebied. Bij de waterplanten geven de getallen de totale 'inwendige bedekking' in het telvak aan (oppervlak x dichtheid) en de arceringen binnen de cirkels geven de verdeling over de belangrijkste soorten. Bij de Kleine Zwanen is het gemiddelde van de seizoensmaxima in 1995/96-1999/2000 weergegeven. Langs de oostrand van het gebied staan de waterplanten op grotere diepte (kranswier in de Gouwezee bijv. op 2 m). *Distribution of aquatic macrophytes and Bewick's Swans outside the dikes of the IJsselmeer area. Macrophytes: 'internal coverage' (area covered x % coverage). Bewick's Swans: average of seasonal maxima 1995/96 - 1999/2000.*



Kleine Zwanen, Spakenburg Utrecht 5 februari 1991 (Arnoud B. van den Berg) *Bewick's Swan* *Cygnus bewickii*.

Tinbergen, is zeer illustratief voor deze stand van zaken. Pas omstreeks de jaren zeventig, toen de handel in Knobbelswanen niet meer lucratief was, nam de broedpopulatie sterk toe (Sovon 1987). Hoewel in koude winters wel Knobbelswanen uit Oost-Europa naar Nederland komen, bestaan de huidige winterconcentraties vrijwel geheel uit Nederlandse vogels (Dirksen & Esselink 1991). De Kleine Zwanen zullen dus in de jaren dertig weinig concurrentie van Knobbelswanen te duchten hebben gehad.

Na het ontstaan van een landelijke populatie in het wild broedende Knobbelswanen in de jaren zeventig waren in de jaren tachtig de winteraantallen van beide zwanensoorten ongeveer gelijk. Eind jaren tachtig begonnen van beide soorten de aantallen sterk op te lopen. Aanvankelijk stegen de aantallen Kleine Zwanen sneller, maar begin jaren negentig stagneerde de toename en na 1997 zijn de aantallen weer aanzienlijk gedaald. De aantallen Knobbelswanen bleven echter gestaag toenemen en in januari 2000 werden tenslotte bijna twee keer zoveel Knobbelswanen geteld als Kleine Zwanen (figuur 4).

Waterdiepte In de Veluwerandmeren waren de Knobbelswanen in de jaren zeventig en tachtig nagenoeg afwezig, maar ze namen in de

jaren negentig lineair toe met de hoeveelheid kranswier (figuur 2b), en tegenwoordig profiteren beide soorten in gemengde groepen van deze voedselbron. Knobbelswanen lijken daarbij minder kieskeurig; uit de samenstelling van de uitwerpselen blijkt geen specifieke voorkeur voor ondergrondse delen zoals bij de Kleine Zwanen vaak het geval is. Daardoor en door de grotere nek lengte kunnen de Knobbelswanen op grotere diepte foerageren (figuur 5), zodat een groter aandeel van het aanwezige kranswier voor hen beschikbaar is. Als gevolg daarvan zijn ze ook minder gevoelig voor wisselingen in de waterstand: terwijl het aantal foeragerende Kleine Zwanen in het Veluwemeer sterk daalt als het water hoger wordt dan 15 cm beneden NAP (het winterstreefpeil is -30 cm, maar het werkelijke peil fluctueert sterk en is meestal hoger), wordt het aantal Knobbelswanen slechts in beperkte mate door het waterpeil beïnvloed (figuur 6). Dit is waarschijnlijk ook de belangrijkste oorzaak voor de lage aantallen Kleine Zwanen in 1992-94; met name in 1994 was de waterstand hoog.

Seizoensverloop Bij de Knobbelswanen betreft het nog steeds hoofdzakelijk Nederlandse vogels. Dat betekent dat ze het hele jaar aanwezig zijn. In de Veluwerandmeren vormen zich

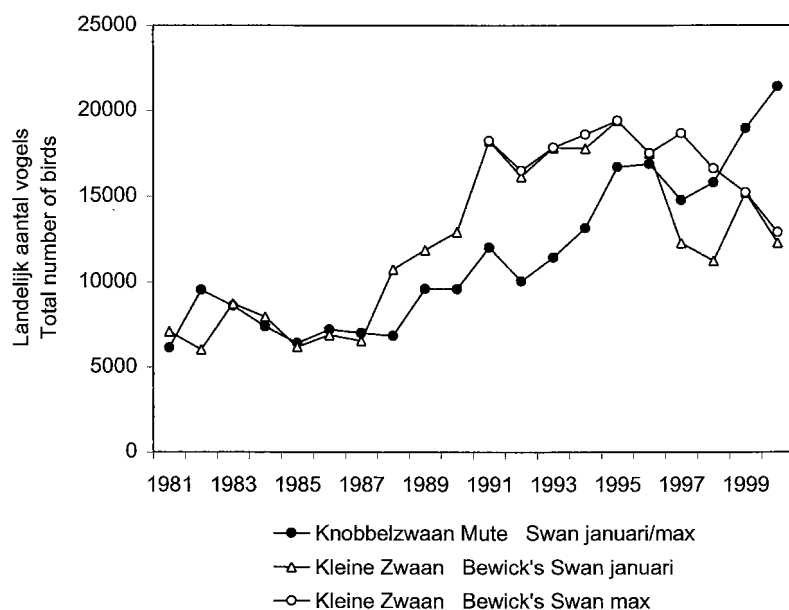
in toenemende mate grote ruiconcentraties in de nazomer. Daardoor vindt bijna de helft van de consumptie van kranswier door Knobbelzwanen al in de maanden juli-september plaats, dat wil zeggen vóórdat de Kleine Zwanen arriveren (figuur 2b; de consumptie van kranswier valt vrijwel geheel in de eerste twee perioden, in de periode januari-juni is weinig of geen kranswier beschikbaar). De laatste paar jaar lijken de aantallen in de nazomer nog sneller te stijgen dan die in de wintermaanden, terwijl de hoeveelheid kranswier sinds 1997 min of meer constant is gebleven (figuur 2b). Dat heeft natuurlijk consequenties voor de snelheid waarmee het kranswier verdwijnt, met name op de meest ondiepe delen van de meren, waar de zwanen gezelschap hebben van diverse andere watervogelsoorten. De lage aantallen Kleine Zwanen in 1999 en 2000 zijn geen gevolg van een hoge waterstand. Hoewel ook andere factoren een rol spelen, zoals de recente populatieafname (figuur 4) en de ietwat verslechterde voedselkwaliteit (een deel van het kranswier raakte de laatste jaren overgroeid met algen en stierf daardoor eerder af), ligt het voor de hand tevens te denken aan een verslechterde concurrentiepositie van de Kleine Zwaan.

Toekomstverwachtingen

Brouwer en Tinbergen beschrijven hoe de verspreiding van de Kleine Zwanen na de afsluiting

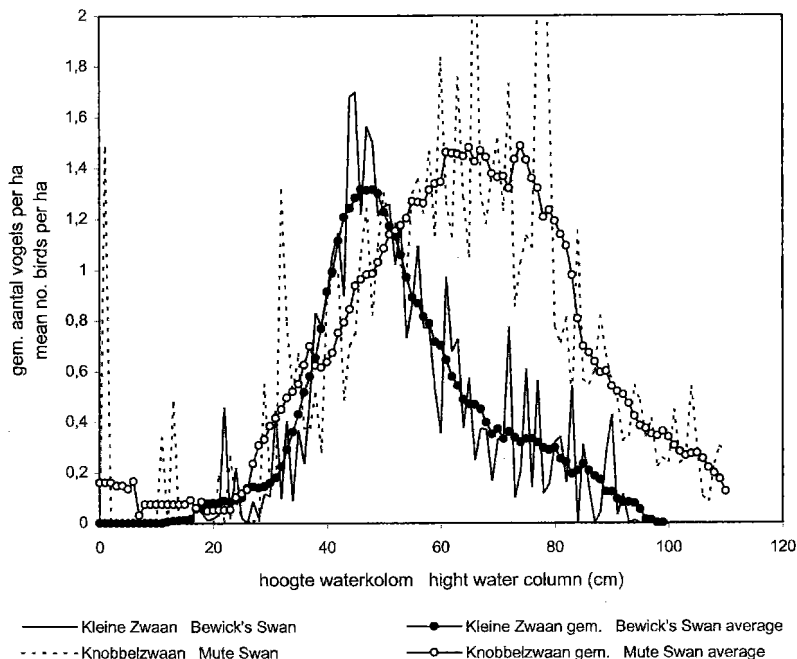
van de Zuiderzee verschuift van de Friese zuidkust en de IJsselmonding naar de ondiepten voor de kust van de Veluwe. Voor de buitendijks foeragerende Kleine Zwanen in het IJsselmeergebied is dit sindsdien het bolwerk geweest, ook nadat de polders werden aangelegd. En dankzij het behoud van bestanden van Schedefonteinkruid, zelfs nadat alle andere watervogels hier waren verdwenen door verslechtering van de waterkwaliteit. Ondanks de terugdringing door kranswier staat tegenwoordig bijna de helft van het Schedefonteinkruid van het IJsselmeergebied in de Randmeren, en dat wordt weerspiegeld in sterke concentratie van Kleine Zwanen in dit gebied (figuur 3).

Terwijl de Kleine Zwanen vanaf 1995 van de nood een deugd leken te maken door van het terugwijkende fonteinkruid op het zich uitbreidende kranswier over te stappen, lijken ze nu door de Knobbelzwanen te worden overtroefd. Inmiddels is het Veluwemeer mede op grond van de betekenis voor de Kleine Zwaan aangewezen als vogelrichtlijngebied, maar in 1999 en 2000 werd de 1%-norm nog maar net overschreden. Is de rol van de Veluwerandmeren daarmee nu uitgespeeld en moeten we het in de toekomst hebben van ecologisch herstel in het Zwarte Meer en langs de Friese kust? Maakt de populatie van de Knobbelzwaan een soort exten-groei door (vergelijk figuur 4 met diverse grafieken in Lensink 1996) en neemt de soort buiten het Veluwemeer een vergelijkbaar aan-



Figuur 4. Verloop van de januari-aantallen en seizoensmaxima van Kleine Zwanen en Knobbelzwanen in Nederland, 1981/82-2000/01. Bij de Knobbelzwaan valt het seizoensmaximum altijd in januari. De aantallen zijn niet gecorrigeerd voor verschillen in telinspanning. *Seasonal maxima and January numbers of Bewick's Swans and Mute Swans in The Netherlands, 1981/82-2000/01. Mute Swan seasonal maxima always coincide with January numbers.*

Figuur 5. Dieptevoorkeur van Kleine Zwanen en Knobbelzwanen, foeragerend op waterplanten (kranswieren) in het Veluwemeer in oktober - december 1996 (Kleine Zwaan) en mei 1999 - april 2000 (Knobbelzwaan; Kleine Zwanen waren in dit seizoen nauwelijks aanwezig), uitgedrukt als het gemiddeld aantal foeragerende vogels per ha kranswier (areaal met bedekking >15%) per cm diepteklasse. *Depth use of Bewick's Swans (Oct - Dec 1996) and Mute Swans (May 1999 - April 2000), foraging on Chara spp. in Lake Veluwemeer in 1999/2000, expressed as the average number of birds foraging per ha of Chara (area with >15% coverage) per cm depth class.*

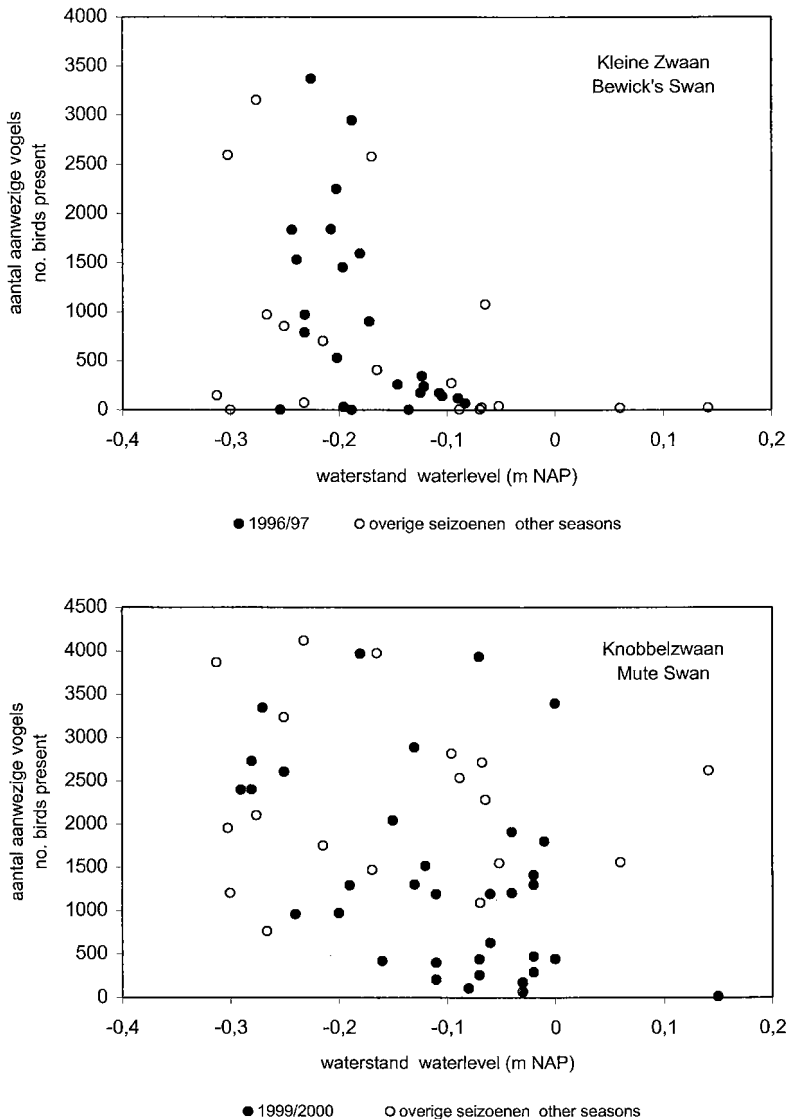


deel van de consumptie van waterplanten voor zijn rekening?

Wellicht is het nog te vroeg om dergelijke uitspraken te doen. De aantallen Kleine Zwanen in het Veluwemeer hebben altijd veel meer gefluctueerd dan die van de Knobbelzwanen (figuur 2), wellicht als gevolg van verschillen in waterstand, maar ook van het voedselaanbod onderweg (bijv. Lauwersmeer). Problemen met voedselkwaliteit (aangroei met algen) zijn vaak van lokale aard. Feit is echter dat het aantal Kleine Zwanen in het Veluwemeer in het najaar van 2001 opnieuw teleurstellend laag was en het aantal Knobbelzwanen onveranderd hoog. Indien concurrentie tussen de beide soorten inderdaad een rol speelt, dan wordt die bij het huidige kunstmatige peilbeheer nog enigszins gedempt, doordat het hogere zomerpeil nu pas in oktober wordt verlaagd, zodat bepaalde delen van de vegetatie in principe voor beide soorten tegelijk beschikbaar komen. Als het peil wordt aangepast in de richting van een meer natuurlijk verloop kan dit in het nadeel van de Kleine Zwaan veranderen. Op dit moment lopen bij Rijkswaterstaat studies naar de mogelijkheden voor en de effecten van een natuurlijker peilbeheer, waarin dit soort factoren worden meegewogen.

Misschien bieden de fonteinkruiden in de toekomst toch weer de beste mogelijkheden. De Knobbelzwanen lijken deze potentiële voedsel-

bron niet echt te benutten. Opvallend is dat de kranswierzone voor de Veluwe kust volgens de beschrijvingen van Brouwer en Tinbergen in de jaren dertig veel smaller was, waardoor de fonteinkruiden veel ondieper stonden. In de Veluwerandmeren is de waterkwaliteit door de beperkte omvang van de meren beter beheersbaar. De wind heeft door de vorm en afmetingen van de Randmeren (kortere strijklengte) minder vat op bodemmateriaal en vegetatie dan destijds. In het IJsselmeer daarentegen is die situatie min of meer onveranderd en mede daardoor heeft de verlaging van de hoeveelheid fosfaten in het water nog nauwelijks geresulteerd in helderder water. Ook als dat alsnog gebeurt, zal de vegetatie waarschijnlijk niet zo'n grote diepte bereiken als in de Randmeren en zullen de vegetatiezones mogelijk smaller blijven. De Kleine Zwanen kunnen dan terug naar de fonteinkruiden van de Friese kust. Een stabiele uitbreiding van de fonteinkruiden voor de Friese kust is echter alleen te verwachten bij een structurele toename van de hoeveelheid licht die op de bodem valt, met name in het voorjaar. Dat kan door middel van een verdere afname van de hoeveelheid algen of door een lagere waterstand in het voorjaar. De afname van de algen is echter met die van de hoeveelheid voedingsstoffen in het water de laatste jaren gestagneerd. Aanpassing van het peilbeheer gericht

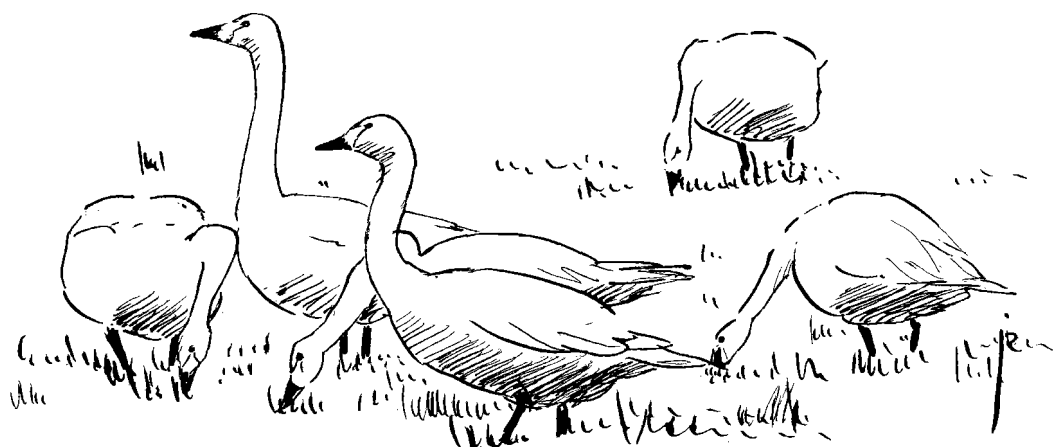


Figuur 6. Aantal foeragerende zwanen per telling in seizoen 1996/97 (a: Kleine Zwaan) en 1999/2000 (b: Knobbelzwaan; wekelijkse tellingen Bureau Waardenburg) en totaal aantal zwanen per telling in de maanden oktober, november en december van de jaren 1995-2000 (maandelijkse boottellingen van Provincie Flevoland) in relatie tot de waterstand op de dag van de telling. Number of foraging swans per count in the season 1996/97 (Bewick's Swan) and 1999/2000 (Mute Swan) and total number of swans per count in the months October, November and December of the years 1995-2000 in relation to the water level on the day of the count.

op een beter functioneren van het ecosysteem wordt aan de andere kant geleidelijk beter bespreekbaar.

Literatuur

- Beekman J. H., van Eerden M. R. & Dirksen S. 1991. Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* utilising the changing resource of *Potamogeton pectinatus* during autumn in the Netherlands. *Wildfowl Suppl.*, 1: 238-248.
- van den Berg M. S. 1999. Charophyte colonization in shallow lakes. Processes, ecological effects and implications for lake management. Proefschrift Vrije Universiteit, Amsterdam.
- van den Berg M. S., Coops H., Simons J. & Pilon J. 2002. A comparative study of the use of inorganic carbon resources by *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus*. *Aquatic Botany* 72: 219-233.
- Bick H. & van Schaik A. W. J. 1980. Oecologische visie kleine zwanen. Advies van de Natuurwetenschappelijke Commissie van de Natuurbeschermingsraad. Staatsbosbeheer, Utrecht.
- Brouwer G. A. & Tinbergen L. 1939. De verspreiding der kleine zwanen, *Cygnus b. bewickii* Yarr., in de Zuiderzee, vóór en na de verzoeting. *Limosa* 12: 1-18.
- Dirksen S. & Esselink H. 1991. Scandinavian-Baltic Mute Swans *Cygnus olor* in the Netherlands: movements under the influence of severe winter weather and their consequences. In J. Sears & P. J. Bacon (red.), *Proc. third IWRB International*



- Swan Symposium, Oxford 1989. Wildfowl suppl. 1: 227.
- Dresscher Th. G. N. 1954. Iets over flora en fauna van de oeverzoom van het IJsselmeer tussen de uitmonding van het Zwarte Water en Harderwijk. In L. F. de Beaufort (red.), Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932, p. 283-289. Den Helder.
- van Eerden M. R. 1997. Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen / Rijkswaterstaat Dir. IJsselmeergebied, Van Zee tot Land 65.
- ten Kate C. G. B. 1930. Over de talrijkheid van *Cygnus b. bewickii* Yarr. in den winter langs de oostkust van de Zuiderzee. Orgaan Cl. N. Vogelk. 2: 187.
- van Katwijk M. M. 2000. Possibilities for restoration of *Zostera marina* beds in the Dutch Wadden Sea. Proefschrift Universiteit Nijmegen.
- in druk. Reintroduction of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Dutch Wadden Sea; a research overview and management vision. Proc. 10th International Scientific Wadden Sea Symposium, Groningen, oktober 2000.
- Leentvaar P. 1961. Hydrobiologische waarnemingen in het Veluwemeer. De Levende Natuur, 64: 273-279.
- 1966. Plant en dier in het Veluwemeer. Waterkampioen, 38: 18-20.
- Lensink R. 1996. De opkomst van exoten in de Nederlandse avifauna; verleden, heden en toekomst. Limosa 69: 103-130.
- Mörzer Bruijns M. F. & Timmerman A. 1953. Het Zwarte Meer. De Levende Natuur 56: 161-166.
- Nolet B. A., Langevoord O., Bevan R. M., Engelaar K. R., Klaassen M., Mulder R. J. W. & van Dijk S. 2001. Spatial variation in tuber depletion by swans explained by differences in net intake rates. Ecology 82: 1655-1667.
- Noordhuis R. 1997. Biologische monitoring zoete rijkswateren: Watersysteemrapportage Randmeren. RIZA rapport 95.003, Lelystad.
- 2000. Biologische monitoring zoete rijkswateren: Watersysteemrapportage IJsselmeer en Markermeer. RIZA rapport 2000.050, Lelystad.
- Noordhuis R., van der Molen D. T. & van den Berg M. S. 2002. Response of herbivorous water birds to the return of *Chara* in Lake Veluwemeer, The Netherlands. Aquatic Botany 72: 349-367.
- Platteeuw M., van Eerden M. E., van Rijn S. & Voslambe B. 2000. Watervogels. In R. Noordhuis (red.), Biologische monitoring zoete rijkswateren: Watersysteemrapportage IJsselmeer en Markermeer. RIZA rapport 2000.050, pp. 85-94, Lelystad.
- Sovon 1987. Atlas van de Nederlandse vogels. Sovon, Arnhem.
- Sovon Ganzen en Zwanenwerkgroep 1996. Ganzen en zwanentellingen in Nederland in 1994/95. Sovon-monitoringrapport 96/04. Sovon, Beek-Ubbergen.
- Sovon Ganzen en Zwanenwerkgroep 1997. Ganzen en zwanentellingen in Nederland in 1995/96. Sovon-monitoringrapport 97/05. Sovon, Beek-Ubbergen.
- 1999. Ganzen en zwanentellingen in Nederland in 1997/98. Sovon-monitoringrapport 99/06. Sovon, Beek-Ubbergen.
- 2000. Ganzen en zwanentellingen in Nederland in 1998/99. Sovon-monitoringrapport 2000/03. Sovon, Beek-Ubbergen.
- 2001. Ganzen en zwanentellingen in Nederland in 1999/2000. Sovon-monitoringrapport 2001/06. Sovon, Beek-Ubbergen.
- Timmerman A. 1962. De Krooneend in Nederland. Limosa 35: 28-39.
- Timmerman A. & Koridon J. A. F. 1963. Veranderingen in vegetatie en vogelbevolking van het Zwarte Meer. De Levende Natuur 66: 227-232.
- van der Winden J., Poot M., van den Berg M., Boudewijn T. & Dirksen S. 1997. Kranswieren: voedsel voor grote aantallen watervogels. De Levende Natuur 98: 34-42.
- de Witte B. J., van Pelt L. & Postema J. 2000. Monitoring van waterplanten en perifyton in het IJsselmeergebied 2000. Rijkswaterstaat Dir. IJsselmeergebied, rapport 2000-11, Lelystad.
- Ruurd Noordhuis, RIZA, Postbus 17, 8200 AA Lelystad
- Ingrid Tulp, Bureau Waardenburg, Postbus 365, 4100 AJ Culemborg

Bewick's Swans in the IJsselmeer area. Have the good times passed?

Brouwer and Tinbergen (1939) described the changes in distribution of Bewick's Swans when eelgrass (*Zostera* sp.) disappeared and pondweeds (*Potamogeton pectinatus*) spread over the area after the formerly brackish Zuiderzee was dammed in 1932 and turned fresh afterwards. Since then, several other changes took place in the area. About half of the newly formed Lake IJsselmeer was reclaimed and water quality changed as a result of eutrophication. Algal blooms developed and in Lake Veluwe-meer, by then the most important foraging area for Bewick's Swans outside the dikes, all macrophytes disappeared around 1970, except for *P. pectinatus*. While most other species disappeared for lack of food, Bewick's Swans kept appearing each year to feed on the tubers of this pondweed. In the second half of the 1980s, macrophytes started to respond to measures to improve

water quality. At first pondweeds increased, but they were pushed to deeper areas as stoneworts *Chara* spp. reappeared and spread to cover large areas during the 1990s. Bewick's Swans switched to stoneworts for food and reached higher numbers than before. However, Mute Swans also increased, both in winter and during the moulting season. Due to their smaller size and tendency to focus on underground parts of the stoneworts, Bewick's Swans need shallower waters and are more susceptible to water level changes than Mute Swans. In recent years, Mute Swan numbers have increased particularly in the moulting season. As a result, an increasing share of the available biomass of stoneworts is consumed before the Bewick's Swans appear in October. Since autumn 1999 Bewick Swan numbers have remained low. Along with other factors like an overall population decrease and a relatively poor food quality, this may have been caused by competition between the two species.