

Kranswieren verklaren aantalsfluctuaties van Krooneenden *Netta rufina* in Nederland

Stoneworts account for fluctuations in Red-crested Pochard *Netta rufina* numbers in The Netherlands

PAUL S. RUITERS, RUURD NOORDHUIS & MARCEL S. VAN DEN BERG

In oktober 1992 werd in de Gouwzee het voor Nederland uitzonderlijke aantal van 117 Krooneenden waargenomen (Zomerdijk 1993). Dergelijke concentraties hebben zich niet meer voorgedaan sinds de jaren vijftig en zestig, toen groepen van enkele honderden vogels voorkwamen in het Zwarte Meer en later in het Veluwemeer. De omvang van deze najaarsconcentraties was soms groter dan het aantal broedvogels in Nederland, wat erop kan duiden dat vogels van buiten Nederland hier de herfst doorbrachten.

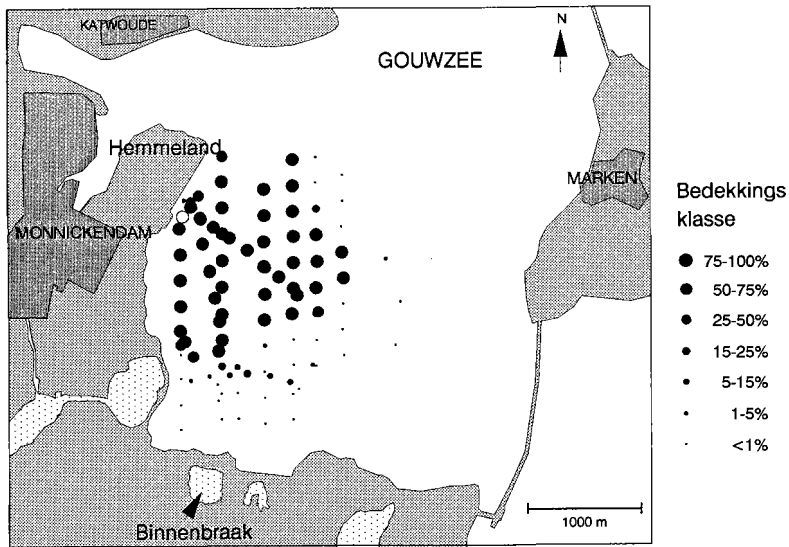
Krooneenden vertonen ruitrek: in juni en juli concentreren vooral de mannetjes zich in bepaalde gebieden om hun slagpennen te ruïen; vrouwtjes arriveren later (Cramp & Simmons 1977) of ruïen de slagpennen in het broedgebied (Salomonsen 1968). Na de slagpenruï treden wederom belangrijke trekbewegingen op, waarbij naar gebieden wordt getrokken waar de lichaamsveren worden geruïd (september/oktober; Schuster 1970; Szijj 1975). Veel van de ruïgebieden kenmerken zich door het voorkomen van grote hoeveelheden kranswier (zie bijvoorbeeld: Neubauer 1988, Schneider-Jacoby & Vasić 1989, Schuster 1970, Szijj 1965a en 1965b). Uit de literatuur komt inderdaad naar voren dat kranswieren het hoofdvoedsel vormen voor de Krooneend (Allouche *et al.* 1988; Hauri 1989; Llorente *et al.* 1986; Szijj 1965a, Weise 1993). Naast kranswieren worden ook andere planten gegeten zoals vegetatieve delen van fonteinkruiden, algen en zaden (Allouche *et al.* 1988; Llorente *et al.* 1986; Weise 1993). De voedselgewoonten van de Krooneend liggen daarmee tussen die van typische herbivore watervogels, zoals Smient *Anas penelope*, Krakeend *A. strepera* en Meerkoet *Fulica atra*, en zaadetende soorten, zoals de Wintertaling *Anas crecca* (Allouche *et al.* 1988). Door Krooneenden worden zaden vooral in de winter gegeten, wanneer de kranswieren met een kleinere biomassa voorkomen.

Kranswieren (Charophyta) zijn lagere, ondergedoken waterplanten die bestaan uit een rechtopgaande stengel met kransvormige vertakkingen. Ze komen niet aan de oppervlakte en vormen vaak uitgestrekte, bodembedekkende velden. De meeste soorten kranswier komen voor in zoet tot brak water. In Nederland zijn in totaal 22 soorten aangetroffen (Maier 1972).

Kranswieren hebben helder water nodig om te kunnen fotosynthetiseren. Ze zijn sterk achteruit gegaan toen omstreeks de jaren zestig de waterkwaliteit overal in Nederland achteruit ging (Nat *et al.* 1994). Door toename van de hoeveelheid voedingsstoffen (fosfaten en nitraten) trad steeds vaker algenbloeï op, waardoor het water troebel werd. Tegenwoordig treedt als gevolg van vecheidsmaatregelen als de beperking van fosfaatlozingen (Ministerie van Verkeer & Waterstaat 1990a) verbetering op in deze situatie (Prins *et al.* 1993), en in diverse wateren is sprake van een herstel van de onderwatervegetatie. Onder meer in de Veluwerandmeren (Doef *et al.* 1992) en in de Vechtplassen (Naardermeer, Botshol etc.; overzicht in Nat *et al.* 1994) is de laatste paar jaar sprake van een sterke toename van kranswieren.

De aanwezigheid van kranswieren oefent een positieve invloed uit op het ecosysteem. Door het veelal bodembedekkende karakter beletten ze bodemwoeling door vissen en voorkomen ze opwerking van bodemmateriaal als gevolg van wind en golven (de Redelijkheid & Scheffer 1990, Meijer & Doef 1991). Daarnaast onttrekken kranswieren voedingsstoffen aan het water en stoten ze zwavelhoudende stoffen uit, die een remmende invloed hebben op de groei van fytoplankton (Wium-Andersen *et al.* 1982, Hootsmans & Breukelaar 1990).

Omdat Krooneenden als voedselspecialisten sterk afhankelijk zijn van de aanwezigheid van kranswieren geeft hun aanwezigheid informatie over de waterkwaliteit. Samen met de opvallende ontwikkelingen van de laatste jaren was dit voor het Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA) aanleiding om in samenwerking met Bureau Waardenburg, SOVON en een aantal vrijwilligers, aandacht te besteden aan het voorkomen van Krooneenden en hun relatie tot de zich herstellende kranswierbestanden. In 1993 speelde de Gouwzee in dit onderzoek een centrale rol. In dit artikel worden de belangrijkste resultaten gepresenteerd van een breed opgezette, oriënterende studie die hier is uitgevoerd. Vervolgens zullen de populatie-ontwikkelingen in Nederland (van der Winden *et al.* 1994) sinds 1942 in verband worden gebracht met ontwikkelingen in de kranswiervegetaties. In de discussie wordt



Figuur 1. Het zuidelijke deel van de Gouwezee met daarin aangegeven het voorkomen van Sterkranswier *Nitellopsis obtusa* in het zuidwestelijk deel in 1993. Elke monsterlocatie wordt weergegeven door een stip; de grootte van de stippen geeft de bodembedekking in percentages. De open cirkel geeft de locatie aan waar biomassa-monsters zijn genomen (zie figuur 2). *The occurrence of Nitellopsis obtusa in Lake Gouwezee in 1993. The coverage is given in percentages on all sampling locations. Biomass samples were taken at the location indicated by an open circle.*

ingegaan op de relatie tussen Krooneenden en kranswieren.

De Gouwezee

De Gouwezee is een relatief ondiep (1.5-2 m) gedeelte van het Markermeer gelegen tussen Marken en Monnickendam (NH) met een oppervlakte van 1700 ha. Er is een vaargeul van Monnickendam naar Marken met een aftakking naar Volendam en het Markermeer, maar het scheepvaartverkeer is niet bijzonder druk. Ook de visserij stelt in het gebied relatief weinig voor. De Gouwezee is vooral van belang als recreatiegebied. De bodem is kleilig tot venig en is voor Nederlandse begrippen rijk begroeid met waterplanten, met name kranswieren en fonteinkruiden. Het kranswier is geconcentreerd in het zuidwestelijke deel van de Gouwezee. Naast waterplanten komen o.a. Driehoeksmosselen algemeen voor. De dichtheden van ongewervelde bodemdieren zijn echter vrij gering in vergelijking met bijv. het Markermeer (Noordhuis in druk).

Behalve Krooneenden kwamen in het najaar van 1993 ook andere watervogels in grote aantallen voor. De meest talrijke soort was de Meerkoet, die grotendeels op kranswier foerageerde. In september en oktober werden tot 18 000 Meerkoeten geteld, maar daarna namen de aantallen snel af. Kuifeenden *Aythya fuligula* en Tafel-eenden *A. ferina* arriveerden vanaf eind augustus en bereikten in september en oktober aantallen van respectievelijk *c.* 11 000 en 5000. Beide eendesoorten foerageerden overdag samen met de Meerkoeten en Krooneenden op kranswieren. Bij een Tafel-eend en twee Meerkoeten, die op 20 oktober 1993 in de netten van een visser (die overigens buiten het kranswieveld stonden opgesteld) waren verdronken, kon de aanwezigheid van kranswier in de maag worden vastgesteld. Bij twee Kuifeenden werden alleen Driehoeksmosselen aange- troffen. In november namen de aantallen eenden verder toe en na het verdwijnen van de kranswieren veranderde het activiteitspatroon zodanig dat niet meer overdag werd gefoerageerd (op Driehoeksmosselen, in het winterseizoen de belangrijkste prooisoot, wordt door Kuif- en Tafel-eenden vooral 's nachts gefoerageerd; de Leeuw

& Noordhuis 1991). Tenslotte waren van begin augustus tot begin oktober maximaal 144 Knobbelzwanen *Cygnus olor* aanwezig. Deze vogels foerageerden vooral op fonteinkruiden.

Werkwijze

Van juni t/m november 1993 zijn de aantallen en de verspreiding van Krooneenden op en rond de Gouwezee meerdere malen per week vastgelegd, de aantallen van andere watervogelsoorten ongeveer eens per week. Bij de Krooneenden werd ook het geslacht genoteerd, en bij de mannetjes werden notities gemaakt van het stadium waarin zich de lichaamsrui bevond (eclipskleed, overgangskleed, prachtkleed). Verder werden gegevens verzameld over de tijdsbesteding, het foerageergedrag (gedragsprotocollen, duiktijden), de relatie tot andere watervogels en de reactie op verstoring (surfers).

Op 23 juli en 9 augustus werd vanuit een bootje het kranswieveld in de Gouwezee in kaart gebracht met behulp van een digitaal plaatsbepalingssysteem (DGPS). In een aantal raaien werden met een hark monsters genomen en werden, ook met behulp van een PVC 'kijkbuis', schattingen gemaakt van de bedekking van het kranswier. De randen van het veld werden gemarkeerd met een aantal oranje boeitjes, waardoor de positie van foeragerende Krooneenden gemakkelijker kon worden vastgelegd.

Op een vaste locatie (figuur 1) werden ongeveer eens per twee weken monsters genomen van het kranswier om het biomassaverloop vast te stellen. Dit gebeurde door 25 monsters te nemen met een steekbuis (bemonsteringsoppervlakte *c.* 68 cm²). De kranswieren uit deze monsters werden vervolgens gedurende 24 uur bij 105°C gedroogd en tenslotte gewogen.

Resultaten

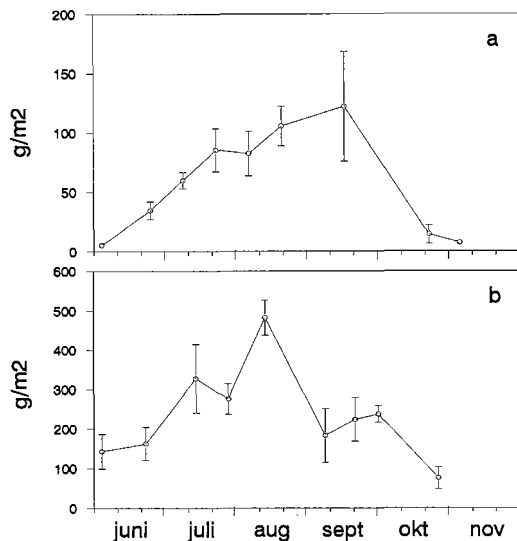
Kranswieren Het waterplantenbestand werd vooral in het zuidelijk deel van de Gouwezee gedomineerd door de soort *Nitellopsis obtusa* ("Sterkranswier"). In een veld van *c.* 200-250 ha bereik-

te dit kranswier hier een bedekking van meer dan 75% (figuur 1). Daarnaast bereikte Doorgroeid Fonteinkruid *Potamogeton perfoliatus* lokaal hoge bedekkingen. Minder algemeen waren o.a. Schedefonteinkruid *P. pectinatus*, Aarvederkruid *Myriophyllum spicatum* en het kranswier *Chara contraria* ("Brokkelig Kransblad"; voorheen *Chara vulgaris contraria*). Over de situatie in voorafgaande jaren is weinig bekend. Op de plaats waar zich het huidige veld bevindt was ook een kranswieveld aanwezig tijdens een kartering in augustus 1982 (c. 100-150 ha; bij de Vaate 1983). Bij een kartering in 1979 werd echter geen kranswier opgemerkt. Waarschijnlijk is hier gedurende de jaren tachtig wel steeds kranswier aanwezig geweest, maar is de dichtheid de laatste jaren sterk toegenomen, terwijl het areaal zich uitbreidde.

De biomassa van *Nitellopsis* begon in 1993 pas laat in het seizoen toe te nemen en bereikte een maximum in september (figuur 2a). In de loop van oktober nam de biomassa af tot 10% van het maximum. Het is aannemelijk dat *Nitellopsis* in deze periode van het jaar (lagere temperaturen, minder licht, troebeling door meer wind) niet of nauwelijks meer groeit. Ook de grote aantallen foeragerende vogels op het kranswier hebben waarschijnlijk bijgedragen aan de snelle afname van de biomassa in deze periode. Begin november waren nog slechts de ondergrondse, vegetatieve voortplantingsstructuren aanwezig.

Aantalsverloop en geslachtsverhouding Krooneenden Gedurende de maanden juni en juli 1993 verbleef een groep van maximaal 20 Krooneenden in een plas net ten zuiden van de Gouwzee (de Binnenbraak; figuur 1). Deze groep bestond voornamelijk uit mannetjes. In de eerste helft van augustus breidde de groep zich uit tot ongeveer 30 vogels, waarbij het aandeel van de vrouwtjes toenam tot c. 50% (figuur 3b, 3c). Eind augustus namen de aantallen opnieuw toe, waarna in de eerste week van september min of meer het uiteindelijke maximum werd bereikt. In de maanden september en oktober werd een wisselend aantal Krooneenden geteld, maar waarschijnlijk was in werkelijkheid het aantal constanter en verbleef er in deze maanden een groep van ongeveer 100 vogels; naar schatting ongeveer tweederde tot driekwart van het in Nederland aanwezige aantal (van der Winden *et al.* 1994). Eind oktober nam het aantal plotseling sterk af. Dit aantalsverloop is vergelijkbaar met dat van 1992, zij het dat de aantallen toen aanvankelijk lager waren en het maximum pas in oktober werd bereikt (figuur 3a; Zomerdijk 1993).

Het valt op dat de hoogste aantallen Krooneenden aanwezig waren in de periode dat de biomassa van de kranswieren maximaal was. De afname van het aantal Krooneenden volgde op de sterke afname van de biomassa van de kranswieren in oktober (figuur 2a).



Figuur 2. a) Biomassaverloop (gem. met 2x standaardfout) van het kranswier *Nitellopsis obtusa* in de Gouwzee, juni-november 1993 (voor locatie zie figuur 1; op deze locatie werd een veel minder hoge biomassa bereikt dan in het centrum van het veld). b) Biomassaverloop van het kranswier *Chara contraria* in het Veluwemeer, juni-november 1993. a) Biomass of *Nitellopsis obtusa* in Lake Gouwzee during June-November 1993 (location shown in Fig. 1; maximum biomass in the centre of the field was several times as high). b) Biomass of *Chara contraria* in Lake Veluwemeer during June-November 1993.

Verspreiding De Krooneenden foerageerden uitsluitend in het gedeelte van de Gouwzee waar zich het grote aaneengesloten kranswieveld bevond (figuur 1). Het foerageergebied besloeg per waarnemingsdag meestal minder dan 50 ha. In de periode eind september - eind oktober werd de noordelijke helft van het veld min of meer systematisch van west naar oost geëxploiteerd (figuur 4). Het meest zuidelijke deel van het veld werd nauwelijks benut, mogelijk in verband met de activiteiten van Meerkoeten, Kuifeenden en Tafeleenden.

Er werd altijd groepsgewijs gefoerageerd. Wanneer er niet gefoerageerd werd, werden over het algemeen door de vogels locaties opgezocht die meer beschutting gaven. Aanvankelijk werd hiervoor de Binnenbraak gebruikt. Later in het seizoen werd steeds meer de westelijke en zuidelijke rand van de Gouwzee opgezocht.

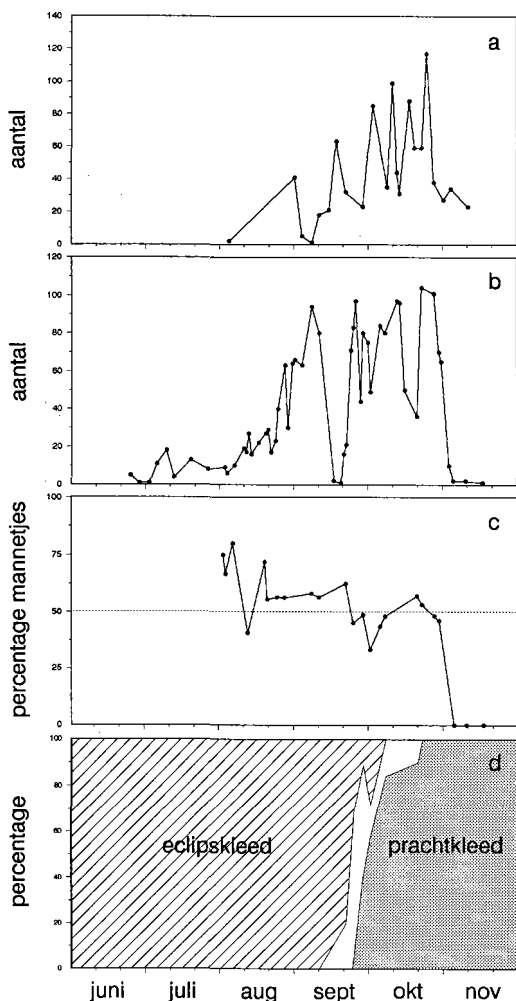
Dagindeling Tijdens het onderzoek werd onderscheid gemaakt tussen foeragerende groepen en rustende en/of poetsende groepen Krooneenden. Van een 'foeragerende' groep Krooneenden was doorgaans een deel bezig met poetsen of niets doen. Een foeragerende Krooneend wisselde steeds een periode waarin een aantal keer werd gedoken af met een periode waarin het verenkleed werd verzorgd en waarin werd gerust. De periode(n) van de dag waarop gefoerageerd werd, verschilde vaak sterk van dag tot dag. Over het alge-

meen werd er door de vogels wat meer gefoera-geerd in de ochtend en later in de middag, maar een duidelijk patroon kon niet worden vastgesteld.

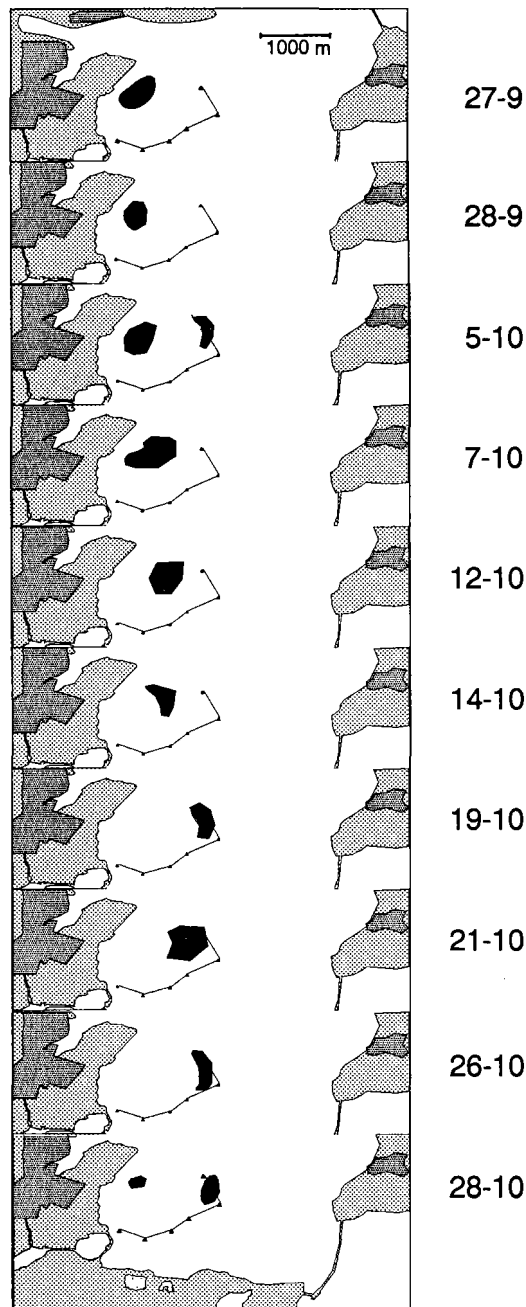
Naarmate het seizoen vorderde werd een steeds groter deel van de dag aan foerageren besteed. Dit is af te leiden uit het groeiende aandeel van het aantal waarnemingsuren waarin foeragerende vogels werden waargenomen, ook nadat het totaal aantal vogels niet meer toenam (figuur 5). Een hoge foerageractiviteit aan het einde van het seizoen hangt wellicht samen met de door consumptie afgenomen dichtheid van de kranswieren. In deze periode werden vaak zeer lokaal grotere concentraties foeragerende Meerkoeten en Krooneenden

waargenomen, waarschijnlijk op plaatsen waar nog een restbestand kranswier gevonden was.

Foerageerwijze, duiktijden en eettijden Hoewel



Figuur 3. a) Verloop van het aantal Krooneenden in de Gouwzee in 1992 en b) in 1993. c) Verloop van het percentage mannetjes in de Gouwzee in 1993. d) Verloop van de verdeling tussen eclipskleed, overgangskleed (wit) en prachtkleed onder de mannelijke Krooneenden in de Gouwzee in 1993. a) *The number of Red-crested Pochards in Lake Gouwzee during 1992 and b) during 1993 and c) the percentage of males in 1993. d) Proportions of eclips, intermediate (white area) and breeding plumages ("prachtkleed") in males, 1993.*



Figuur 4. Locaties van foeragerende groepen Krooneenden in de Gouwzee (enigszins gecomprimeerd in noord-zuid richting), periode eind september - eind oktober 1993. De door lijnen verbonden driehoekjes geven de boeitjes aan die bij benadering de randen van het kranswieveld markeren. *Foraging locations of Red-crested Pochards in Lake Gouwzee, late September - late Oktober 1993. Triangles indicate the buoys that mark the borders of the stonewort-field.*

Tabel 1. Eettijden van opgedoken kranswier (sec. vanaf verschijnen aan de oppervlakte) door Krooneenden in de Gouwzee, in aan- of afwezigheid van meeëttende partners (gevoerd/voerend) of kleptoparasiterende Meerkoeten. *Handling time (sec.) of stonewort surfaced by Red-crested Pochards, Lake Gouwzee, in absence or presence of conspecifics or Coots taking part of the food.*

	gemiddeld <i>mean</i>	SD	N
♂♂			
alleen etend <i>eating alone</i>	32.6	14.0	54
meeëttend bij vrouwtje <i>taking from female</i>	21.9	14.0	12
vrouwtje eet mee <i>part taken by female</i>	15.8	10.2	14
Meerkoet eet mee <i>part taken by Coot</i>	17.0	8.9	4
♀♀			
alleen etend <i>eating alone</i>	30.1	12.3	61
meeëttend bij vrouwtje <i>taking from male</i>	29.6	24.2	9
vrouwtje eet mee <i>part taken by male</i>	33.0	10.7	11
Meerkoet eet mee <i>part taken by Coot</i>	30.8	11.7	9

de Krooneend ook wel grondelend of aan het oppervlak voedsel zoekt (Szij 1975, Weise 1993) werd in de Gouwzee uitsluitend duikend gevoera-geerd. De gemiddelde duiktijd bedroeg 8.6 sec. bij vrouwtjes (SD=2.3, N=72) en 7.4 sec. bij mannetjes (SD=2.2, N=68). Dit is beduidend korter dan bij de Kuif- en Tafeleenden (Kuifeend 13.4 sec., SD=1.7, N=16; Tafeleend 20.2 sec., SD=3.2, N=42), maar in de zelfde orde van grootte als bij de Meerkoet (6.4 sec., SD=3.2, N=42). Krooneend en Meerkoet hadden gemeen dat het voedsel naar de oppervlakte werd gebracht, en pas daarna geconsumeerd. Kuif- en Tafeleenden verorberden het voedsel meestal tijdens de duik.

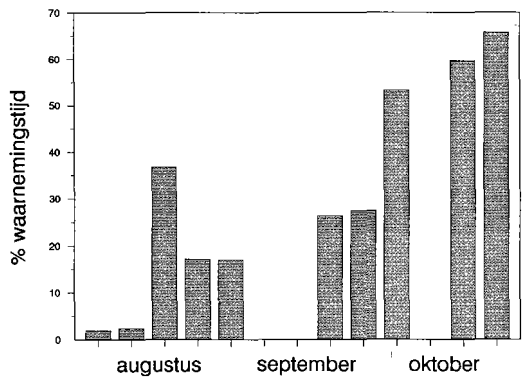
Een Krooneend at het naar het wateroppervlakte gebrachte kranswier gemiddeld in ongeveer 30 seconden op, wanneer er geen andere vogels van mee aten. Soms echter consumeerde een tweede Krooneend of een Meerkoet een deel van het kranswier. Met name vanaf eind september werd regelmatig waargenomen dat een tweede Krooneend, in bijna alle gevallen van de andere sexe, mee at van het naar het wateroppervlak gebrachte kranswier. De Krooneenden foerageerden in deze periode vaak paarsgewijs, waarbij meestal het mannetje het kranswier opdook. Bij de vrouwtjes werd de gemiddelde eettijd boven water niet korter wanneer een andere Krooneend (of een Meerkoet) mee at of wanneer werd meegegeten van het kranswier dat een andere Krooneend had verzameld. Bij de mannetjes was dat wel het geval (tabel 1). Kennelijk geven de mannetjes hun voedsel makkelijker af dan de vrouwtjes. Mogelijk is dit een geval van "courtship feeding", een middel om de paarband te versterken (zie Platz 1964). Ook uit andere waarnemingen blijkt dat in september en oktober in de Gouwzee paarvorming plaatsvindt. Vooral in de tweede helft van september en in oktober werden enkele malen groepjes mannetjes waargenomen die roepend rond een vijfje zwommen (o.a. Zomerdijk, pers. med.).

Rui De c. 20 Krooneenden die zich in juli en au-

gustus in de Binnenbraak bevonden, ruiden hier hun slagpennen. Tijdens deze periode werd geen enkele duikactiviteit waargenomen. Krooneenden stoten alle slagpennen tegelijk uit en kunnen vervolgens ongeveer vier weken lang niet vliegen (Cramp & Simmons 1977). Er werden dan ook (met uitzondering van een enkele waarneming op 2 augustus) pas vanaf 19 augustus Krooneenden op de Gouwzee zelf waargenomen. In de eerste helft van augustus, na de afronding van het broedseizoen, namen in de Binnenbraak de aantallen toe, waarbij het percentage vrouwtjes hoger werd. Het is niet duidelijk of ook deze vogels hier de slagpennen hebben doorgebracht.

De grootste influx van Krooneenden in het gebied, die van eind augustus/begin september, vond plaats tussen de slagpenrui en de rui van de lichaamsveren. Bij de mannetjes, die bij aankomst nog het onopvallende eclipskleed droegen, konden vanaf 10 september overgangskleden worden genoteerd. Na 20 oktober waren alle mannetjes volledig uitgekleurd (figuur 3d).

Recreatie en verstoring Foeragerende groepen



Figuur 5. Verloop van het percentage van de waarnemingstijd per week in 1993 waarin foeragerende Krooneenden werden waargenomen. *Percentage of recorded time per week in which foraging birds were observed.*

vogels werden in de Gouwee regelmatig verstoord door surfers. In de periode van augustus tot half oktober zijn er praktisch dagelijks surfers op de Gouwee aanwezig. Krooneenden waren gevoeliger voor deze vorm van verstoring dan de aanwezige Meerkoeten, Tafeleenden en Kuifeenden. Bij de aanwezigheid van surfers verlieten de Krooneenden het kranwiergebied om naar de Binnenbraak of naar rustiger gedeeltes van de Gouwee te vliegen.

Populatieverloop Krooneenden in relatie tot kranwieren in Nederland; een historisch overzicht

De broedgebieden Het Utrechts/Noordhollandse plasseengebied vormt sinds het eerste broedgeval in 1942 (Wiggelaar & Veenman 1960, Timmerman 1962) het bolwerk van de Nederlandse broedpopulatie van de Krooneend. Dit gebied is van oudsher rijk aan kranwieren. Vooral in de jaren zeventig echter is de rijkdom aan kranwieren in deze gebieden door eutrofiëring afgenomen.

In de Botshol was tot ongeveer 1965 een rijke kranwiervegetatie aanwezig, die werd gedomineerd door de soorten *Nitellopsis obtusa* en *Chara major*. Tussen 1965 en 1980 namen de kranwieren in dit gebied sterk af (overzicht in Simons 1991). Vooral in de periode 1980-88 was het kranwier vrijwel verdwenen als gevolg van eutrofiëring door de inlaat van vervuild water. Daarna herstelde de kranwiervegetatie zich weer als gevolg van het inlaten van water met een lager fosfaatgehalte en door het gebied te isoleren van de aangrenzende polders (Simons *et al.* 1994).

In het Naardermeer is een soortgelijk verloop te zien als in de Botshol. Vanaf 1976 verdween een aantal soorten kranwieren, waarschijnlijk door eutrofiëring. Begin jaren tachtig zette deze tendens zich voort en ging zowel de biomassa als het aantal soorten achteruit. Na verbetering van de waterkwaliteit als gevolg van een aantal herstelmaatregelen in 1986 herstelde de kranwiervegetatie zich. In 1993 werden weer 12 soorten vastgesteld.

Ook van andere plassen in het Utrecht/Noordhollandse gebied zoals de Loosdrechtsche, Vinkeveense en Ankeveense Plassen is bekend dat er veel kranwieren voorkwamen (overzicht in Nat *et al.* 1994). In de Loosdrechtsche Plassen is teruggang van kranwieren nog eerder vastgesteld dan in de andere gebieden. Hier bleek bij een kartering in 1961 een groot deel van de kranwiervegetatie al te zijn verdwenen. In de Vinkeveense Plassen werd daarentegen nog in 1972 een vrij groot aantal soorten aangetroffen. Recente gegevens zijn schaars; kranwieren komen de laatste jaren in elk geval voor in de Vinkeveense Plassen.

Uit het bovenstaande kan worden geconcludeerd dat, terwijl in de randmeren de kranwieren al in de jaren zestig verdwenen, dit in de belang-

rijkste broedgebieden van de Krooneend in de jaren zeventig gebeurde, waarna in de jaren tachtig de situatie het ernstigst was. Dit is in overeenstemming met de veranderingen in het aantal broedparen, dat in de jaren tachtig een dieptepunt bereikte (van der Winden *et al.* 1994). Ook op het herstel van de vegetatie lijkt echter door de Krooneenden te worden gereageerd; sinds 1991 neemt de populatie voorzichtig toe. Zelfs het geringe broedsucces in de Botshol in 1993 (van der Winden *et al.* 1994) kan tot de factor waterkwaliteit worden herleid: het kranwierbestand stortte vroegtijdig in doordat bloei van het blauwwier *Microcystis* het water troebel maakte (J. Simons, pers. med.).

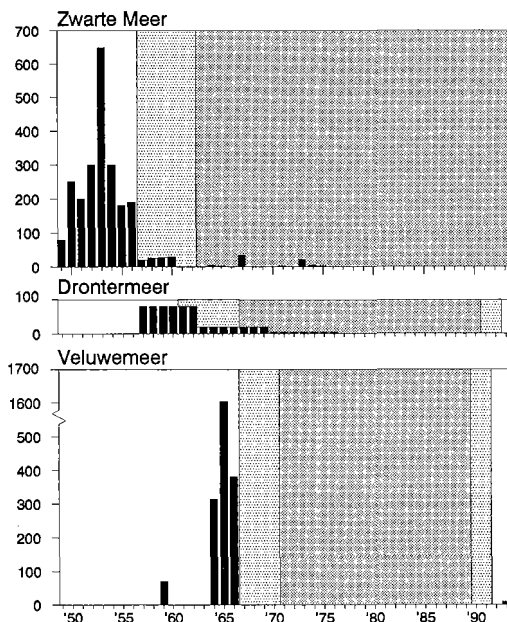
Najaarsconcentraties: De IJsseldelta Net als de Vechtplassen bevatten het Zwarte Meer en het Veluwemeer omvangrijke kranwierbestanden. In de eerste helft van de jaren vijftig lagen in het Zwarte Meer naast fonteinkruidvelden (vooral Schedefonteinkruid) plaatselijk dichte kranwiermatten die bestonden uit de soorten *Nitellopsis obtusa* en *Chara vulgaris* (= *C. contraria*?) (Mörzer Bruijns 1953). In die periode concentreerden zich hier in het najaar 90% van de in Nederland aanwezige Krooneenden, met een maximum van 650 in september 1953 (Timmerman 1962). Ze zouden hier vooral op *Nitellopsis* hebben gefoeraard (van Raam in Duel *et al.* 1988). Tussen 1957 en 1962 zijn de kranwiermatten op veel plaatsen in het meer geheel verdwenen (Timmerman & Koridon 1963), en ook de Krooneenden bleven vanaf 1957 nagenoeg weg (figuur 6). De laatstgenoemde auteurs verbinden ook de teruggang van andere duikeenden die in deze periode in het Zwarte Meer optrad aan het verdwijnen van de kranwieren en de daarmee geassocieerde macrofauna (met name slakken).

Leentvaar (1961) maakte in de jaren daarna wel melding van dichte matten van *Chara* sp. in het Drontermeer en het Veluwemeer, waarbij Door-groei Fonteinkruid in stroken langs de vaargeul voorkwam. Later meldde hij een duidelijke achteruitgang van de vegetatie in het Drontermeer vanaf 1961, hetgeen hij verbond aan de invloed van het verontreinigde IJsselwater. Het Veluwemeer was toen nog relatief schoon (Leentvaar 1966). Hier nam het aantal Krooneenden vanaf 1959 sterk toe totdat in oktober 1965 een aantal van maar liefst 1600 vogels werd geteld (ten Kate 1967). In 1965 werd hier ook een opvallend hoog aantal broedgevallen geconstateerd (van der Winden *et al.* 1994). In de tweede helft van de jaren zestig is de biomassa van fonteinkruiden in alle Veluwerandmeren in snel tempo verder afgenomen, parallel aan een afname van het doorzicht door een sterke toename van planktonische algen (de Redelijkheid & Scheffer 1990). Vanaf 1967 werden in de randmeren geen aantallen Kroon-

eenden van betekenis meer geteld (van Dijk 1979), alleen in het Naardermeer werden nog naajaarsconcentraties van enige betekenis waargenomen (200 op een plas in het Naarderbos in oktober 1979, Jonkers *et al.* 1987; ruim 80 op het Naardermeer in september 1980, archief VWG 't Gooi, D. Jonkers), tot ook hier eind jaren zeventig de waterkwaliteit verslechterde. Daarna was in Nederland, totdat de huidige situatie in de Gouwzee ontstond, geen sprake meer van concentraties Krooneenden van enige betekenis.

Er lijkt niet alleen sprake te zijn van een verschuiving van het Zwarte Meer via het Drontermeer en het Veluwemeer naar het Naardermeer als gevolg van de oprukkende verslechtering van de waterkwaliteit; tussen de beschreven pieken in de afzonderlijke gebieden lijkt ook over het totaal gezien sprake te zijn van reeksen van 'magere jaren'. Mogelijk was er sprake van uitwisseling met naajaarsconcentraties in het buitenland; zo waren de aantallen in Sleeswijk-Holstein rond 1960 relatief hoog (Berndt & Busche 1993). Waarschijnlijk werd het populatieverloop in Nederland ook beïnvloed door ontwikkelingen in het buitenland. Zo is het waarschijnlijk niet toevallig dat de extreem hoge aantallen die in 1965 in het Veluwemeer werden gezien, samenvallen met uitzonderlijk lage aantallen in de Bodensee in Zwitserland. Tot omstreeks 1960 verzamelde zich hier elk najaar een concentratie van 3000 à 4000 Krooneenden. Nadat begin jaren zestig, als gevolg van een verslechtering van de waterkwaliteit ook hier de kroonwievelden verdwenen, namen de aantallen af tot een minimum van 800 vogels in 1965. Klaarblijkelijk hebben de Krooneenden gereageerd op de verslechterende voedselsituatie door eerder naar de overwinteringsgebieden te trekken en daar te ruïen (van Impe 1985) of door op zoek te gaan naar alternatieve ruigebieden, zoals het Veluwemeer (ten Kate 1967, Schuster 1970, 1976).

Terwijl in het Veluwemeer, tenslotte ook hier door de verslechterende waterkwaliteit gedictteerd, de aantallen weer terugliepen, namen ze in de Bodensee overigens weer wat toe (Schuster *et al.* 1983). Dit meer werd in de tweede helft van de jaren zestig gekoloniseerd door de Driehoeksmossel. Mogelijk houdt het herstel in de Bodensee verband met een door filtratie van de mosselen toegenomen helderheid van het water, waardoor de kranwieren weer een kans kregen. Suter (1982) suggereert consumptie van de mosselen zelf, maar onderbouwt dit niet met waarnemingen. De concentraties deden zich in de jaren zeventig grotendeels op andere locaties voor dan in de jaren vijftig. Bij een kartering in 1978 bleken op deze locaties (weer?) uitgebreide kranwievelden voor te komen (Schuster *et al.* 1983). Volgens Schuster (1976) voedden ook de in aantal toenemende overwinterende Krooneenden zich met waterplanten, terwijl vogels van andere soor-



Figuur 6. Aantallen Krooneenden (jaarmaxima) in het Zwarte Meer, Drontermeer en Veluwemeer, 1949-93. Met lichtgrijs zijn de perioden aangegeven waarin de kranwieren in dichtheid achteruitgingen respectievelijk toenamen, met donkergrijs de jaren waarin ze nagenoeg afwezig waren. Bronnen: Timmerman 1962, van Dijk 1979, ten Kate 1967. *Number of Red-crested Pochards in Lake Zwarte Meer, Lake Drontermeer and Lake Veluwemeer, 1949-93.* Light grey: Periods of decrease or increase of stonewort densities, dark grey: periods in which stoneworts were virtually absent.

ten zich in de omgeving met Driehoeksmosselen voedden.

Discussie

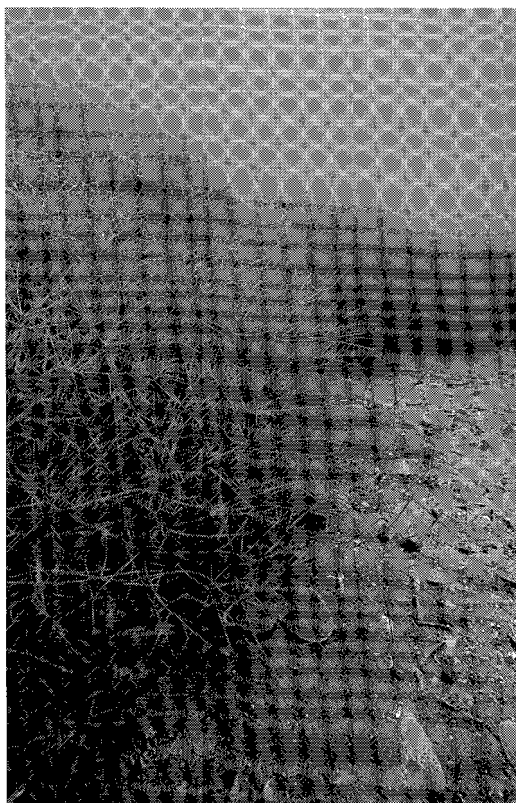
Van onze duikeenden is de Krooneend de meest uitgesproken planteneeter; dierlijk voedsel wordt slechts in zeer geringe mate opgenomen. Meestal betreft het dan mollusken zoals het Jenkins Brakwaterhorentje *Potamopyrgus antipodarum* (o.a. Allouche *et al.* 1988, onder synoniem *Hydrobia jenkinsi*). Vaak wordt gesuggereerd dat deze slakken toevallig met planten worden opgenomen, of dat ze slechts ter stimulatie van de maagwerking worden ingeslikt (Szijj 1965a).

Kranwieren worden in vrijwel alle voedselstudies van Krooneenden genoemd; uit een aantal studies komen kranwieren als dominante of zelfs enige voedselcategorie naar voren. Hoewel kranwieren ook wel door andere vogelsoorten worden gegeten is de binding nergens zo sterk als bij de Krooneend. De vraag doet zich daarom voor waarin de oorsprong van deze relatie ligt. Omdat het menu van de Krooneend met name verschilt van dat van andere watervogelsoorten in de geringe mate waarin dierlijk voedsel wordt opgenomen, rijst de ge-

dachte dat kranswieren de vogels bepaalde voedingsstoffen verschaffen die andere soorten via dierlijk voedsel binnenkrijgen. Daarnaast zouden deze stoffen in mindere mate via ander plantaardig voedsel opgenomen moeten kunnen worden.

Hoewel uit diverse studies blijkt dat kranswieren gedurende een groot deel van het jaar op het menu van de Krooneenden prijken, wordt dit voedsel bij uitstek genoemd in verband met najaarsconcentraties in grotere wateren. Szijj (1965a) vond in de magen van Krooneenden uit de Bodensee hoofdzakelijk kranswier en geeft een overzicht van enkele andere Midden- en Oost-Europese studies die hetzelfde resultaat laten zien. Uit onderzoeken die voor of na de ruiperiode zijn uitgevoerd blijkt vaak een breder spectrum van voedselsoorten. In de zomer gaat het daarbij vaak om andere waterplantesoorten (Isakow 1952 in Szijj 1965a), in de overwinteringsgebieden o.a. om zaden van bijv. *Scirpus* en rijst (Allouche *et al.* 1988, Llorente *et al.* 1986). Hoewel in Nederland natuurlijk geen substantieel maagonderzoek kan worden uitgevoerd, komt ook hier juist bij de najaarsconcentraties de meest duidelijke relatie met kranswiervegetaties naar voren.

De opvallende verschuivingen die zich in het ver-



Kranswieren (W. Kolvoort). *Stonewort* *Nitellopsis obtusa*.

leden bij de Krooneenden in Europa hebben voorgedaan betroffen eveneens met name de grotere ruiconcentraties in het najaar; de veranderingen in de broedvogelbestanden zijn minder opvallend. Daarbij moet onderscheid worden gemaakt tussen de periode van slagpenrui (juli/augustus) en die van de lichaamsrui (september/oktober).

In de jaren vijftig concentreerden zich in de nazomer in de Bodensee *c.* 500 Krooneenden om daar de slagpenrui door te brengen, en nog eens *c.* 300 in het Ismaninger Reservoir bij München. Elk jaar was er aanvankelijk een sterk overschot van mannetjes, die in juli en augustus de slagpenruien. De vrouwtjes, die dat in het algemeen een maand later doen, arriveerden pas in augustus. Deze vogels waren, zoals bleek uit ringonderzoek, o.a. uit de Camargue afkomstig (Mayaud 1966). Later in het seizoen, terwijl omstreeks september de Ismaninger vogels wegtrokken, liepen de aantallen in de Bodensee verder op tot 3000 à 4000, waarschijnlijk mede door influx van vogels uit oostelijke broedgebieden. Hierna volgt de periode van de lichaamsrui. In november trokken de vogels tenslotte (terug) naar ZW-Europa (Salomonsen 1968).

Ook bij de concentraties in het Zwarte Meer in de jaren 1946-56 was in augustus sprake van een mannetjesoverschot (Gerritsen & Lok 1986), en bij de Gouwzee-concentratie is opnieuw de tweedelige ruitrek herkenbaar. Bij de groep van *c.* 10-25 Krooneenden die zich in juli-aug 1993 in de Binnenbraak bevond, was sprake van een duidelijk mannetjesoverschot. Er kan hierbij gesproken worden van een kleine slagpenruiconcentratie. Deze vogels waren gedurende de periode dat ze niet konden vliegen (ongeveer vier weken; Cramp & Simmons 1977) afgesneden van de waterplantenvelden van de Gouwzee. Pas na de slagpenrui vond in de Gouwzee, net als destijds in de Bodensee, de grooste influx plaats. De grootste activiteit met betrekking tot lichaamsrui vond plaats terwijl het aantal eenden maximaal was.

De tweeledige (rui)trek laat zien dat tijdens de slagpenrui andere eisen aan de omgeving worden gesteld dan tijdens de lichaamsrui. Behalve dat tijdens de slagpenrui gezien het tijdelijke verlies van het vliegvermogen voldoende beschutting nodig is, lijken ook de foerageergewoonten af te wijken. In Spanje werd tijdens de slagpenrui hoofdzakelijk (85%) aan de oppervlakte gevoergerd, waarbij Pilvaren *Pilularia globulifera* de belangrijkste voedselsoort was. Ook in de Binnenbraak werd alleen in de oevervegetatie wat foerageeractiviteit waargenomen. Mogelijk wordt tijdens de slagpenrui niet of veel minder dan anders gedoken. Ook van andere watervogelsoorten die alle slagpenruien tegelijk ruien is dit bekend (Futen *Podiceps cristatus*; Piersma 1988), wellicht heeft het te maken met het risico van beschadiging van de groeiende pennen (Noordhuis 1989).

De kranswieren zijn dus waarschijnlijk met name in de periode van de lichaamsrui van belang. Blijkbaar is dit belang zo groot dat hiervoor speciale trektochten worden ondernomen, zelfs als de kranswiergebieden niet in de richting van de overwinteringsgebieden liggen. Er zijn weinig aanwijzingen omtrent de herkomst van de Gouwzee-vogels. Het maximum aantal vogels is niet groot genoeg om een zuiver Nederlandse herkomst te kunnen uitsluiten. Ringgegevens elders uit Europa hebben echter aangetoond dat ruitrek bij Krooneenden over grote afstanden kan plaatsvinden en dat deze qua richting onafhankelijk is van de trek naar de overwinteringsgebieden. In de jaren vijftig en zestig was het aantal broedvogels in Nederland groter dan tegenwoordig, vooral gezien de voorzichtigheid van de toenmalige tellingen, waardoor de opgegeven aantallen bovendien een onderschatting inhouden (van der Winden *et al.* 1994). De extreem grote aantallen in het Veluwemeer rond 1965 en de relatie tussen het aantalsverloop hier en dat van de Bodensee maken het echter waarschijnlijk dat Krooneenden uit de Nederlandse najaarsconcentraties in principe heel goed van buitenlandse oorsprong kunnen zijn.

De betekenis van kranswieren voor de Krooneenden zou kunnen liggen in bepaalde fysiologische karakteristieken van deze plantengroep. Kranswieren staan enerzijds bekend om de kalkafzettingen op hun stengels, anderzijds om hun vaak zwavelachtige geur. De kalkafzettingen zijn een bijproduct van de koolstofopname uit bicarbonaat, dat naast koolzuur als koolstofbron wordt gebruikt (Bloemendaal & Roelofs 1988). Doordat kranswieren laag blijven zijn ze minder gevoelig voor golfslag dan fonteinkruiden, zodat de kalklaag aanwezig blijft. De aanwezigheid van dit 'uitwendig skelet' zou te maken kunnen hebben met het feit dat kranswieren ten opzichte van andere waterplanten weinig vezelig zijn. Fox *et al.* (1994) vonden bij *Chara globularis* lage eiwit- en koolhydraatgehalten in vergelijking met o.a. Schedefonteinkruid en Aarvederkruid. Door de geringe hoeveelheid vezels, die voor vogels slecht verteerbaar zijn, zou echter de uiteindelijke verteerbaarheid van *Chara* relatief goed kunnen zijn.

De zwavelgeur die kranswieren verspreiden is afkomstig van zwavelhoudende verbindingen die specifiek door kranswieren worden afgescheiden. Deze stoffen hebben een groeiremmende werking op fytoplankton en epifytische algen, die bij andere waterplanten vaak de stengels en bladeren overgroeien (Wium-Andersen *et al.* 1982, Hootsmans & Vermaat 1991). De zwavel uit deze stoffen wordt gemakkelijk omgezet in elementaire zwavel. Van het kranswier *Nitella* is bekend dat deze relatief grote hoeveelheid sulfaat opslaat (Schiff 1962).

In verband met de vorming van het nieuwe pakket lichaamsveren hebben de eenden in september en oktober een verhoogde eiwitbehoefte, temeer daar tijdens de slagpenrui waarschijnlijk een tekort wordt opgebouwd. Veren zijn opgebouwd uit het eiwit keratine, waarin relatief veel zwavelbindingen voorkomen. In een onderzoek aan de Amerikaanse White-crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys* leken bijvoorbeeld de tijdsintervallen tussen het wisselen van opeenvolgende slagpennen zich te verkorten naarmate voedsel met meer zwavelhoudende aminozuren werd aangeboden (Murphy & King 1984). Zwavelhoudende aminozuren kunnen rechtstreeks uit kranswier (of andere waterplanten) worden opgenomen, maar kunnen waarschijnlijk ook met behulp van sulfaat door het dier zelf worden gemaakt uit niet-zwavelhoudende aminozuren (zoogdieren; Huxtable 1986). De voorkeur voor kranswieren zou dus te maken kunnen hebben met de specifieke zwavelbehoefte van de eenden tijdens de rui. In dit verband is het opmerkelijk dat Pilvaren, wat tijdens de slagpenrui in Noord-Spanje het stapelvoedsel is, bij uitstek op zwavelrijke locaties groeit (Bloemendaal & Roelofs 1988).

De behoefte aan kalk is waarschijnlijk minder aan bepaalde perioden gebonden, maar gezien het nagenoeg ontbreken van dierlijk voedsel op het menu van de Krooneend is de kalk die via de kranswieren binnenkomt mogelijk een waardevolle aanvulling. Het lijkt aannemelijk dat de kranswieren de Krooneenden voorzien van specifieke nutriënten die andere vogelsoorten uit dierlijk voedsel halen.

In Nederland lijkt het kranswier *Nitellopsis obtusa* meer te worden geconsumeerd dan de overige soorten. Zowel in de concentraties in de jaren zestig als in de Gouwzee, waar zelfs nauwelijks andere soorten voorkomen, zijn de vogels juist met deze kranswiersoort geassocieerd. Ook in de Botshol, het oudste broedgebied in Nederland, was *Nitellopsis* tot de achteruitgang rond 1980 de dominante soort (Simons *et al.* 1994).

Morfologisch wijkt *Nitellopsis* zozeer af van de andere kranswiersoorten dat indeling in een aparte onderfamilie volgens sommige auteurs zou zijn gerechtvaardigd (Wood & Imahori 1964). Er is bijvoorbeeld verschil in de plaats en de vorm van de "bulbillen", de zetmeelrijke vegetatieve voortplantingsorganen. Bij *Chara* worden deze ondergronds aangelegd, bij *Nitellopsis* bovengronds, waardoor ze waarschijnlijk beter bereikbaar zijn voor watervogels.

In 1993 verschilde het biomassaverloop van *Nitellopsis* in de Gouwzee sterk van dat van *Chara* in het Veluwemeer (figuur 2). In de Gouwzee kiemde *Nitellopsis* in 1993 pas begin juni, en werd in september de hoogste biomassa bereikt. In het Veluwemeer kiemde *Chara* al omstreeks

half april, en werd begin augustus de hoogste biomassa gemeten. Het biomassaverloop van *Nitelopsis* leek dus beter aan te sluiten op het rui- en trekschema van de Krooneenden. Mogelijk zijn er ook andere, biochemische verschillen die een (eventuele) voorkeur van de eenden kunnen verklaren. Verder onderzoek kan hier licht op werpen.

Dat in de huidige situatie in Nederland nergens zo'n omvangrijke concentratie Krooneenden voorkomt als in de Gouwee, heeft mogelijk te maken met de aanwezigheid van een uitgebreid bestand van de meest aantrekkelijke kranswier-soort. Het is echter ook mogelijk dat kranswierbestanden als die van het Veluwemeer nog door de Krooneenden moeten worden (her)ontdekt. Hoewel we helaas weinig weten van de situatie in de Gouwee vóór 1992, is het waarschijnlijk dat de kranswieren hier nooit helemaal zijn weggeweest. De toename van kranswieren in het Veluwemeer (Doef *et al.* 1992) is dus van recentere datum dan die in de Gouwee. De geleidelijke toename van het aantal Krooneenden in de Gouwee in september/oktober 1992 verschilt sterk van het aantalsverloop in 1993, toen meteen na de slagenrui het maximale aantal werd bereikt. Samen met de schaarse meldingen uit voorgaande jaren suggereert dit dat de Gouwee pas in 1992 is 'ontdekt'.

Het is te verwachten dat de waterkwaliteit in Nederland de komende jaren nog verder verbetert. Dit betekent dat de kranswieren zich mogelijk nog verder zullen uitbreiden. Daardoor kan ook het aantal Krooneenden nog verder toenemen en mogen we op meer plaatsen concentraties verwachten. Of de aantallen uit de jaren vijftig en zestig zullen worden geëvenaard is nog een vraag; de sterk toegenomen scheepvaart en recreatie kunnen hiervoor een belemmering zijn. Met name in de ruiperiode kan deze factor van belang zijn. In de Gouwee bleken de Krooneenden gevoeliger te zijn voor verstoring dan de andere watervogelsoorten. Door de beperkte omvang van het kranswieveld kunnen de Krooneenden bij verstoring nagenoeg van hun voedsel worden afgesneden.

Dankwoord De auteurs willen hierbij in de eerste plaats Piet Zomerdijk bedanken voor het beschikbaar stellen van gegevens en literatuur en voor de vele vruchtbare gesprekken. Theo Boudewijn en Sjoerd Dirksen worden bedankt voor begeleiding van het onderzoek en voor hulp bij het veldwerk, waarvoor ook Rienk Geene, Paul van Veen, Roel Doef en John van Schie worden bedankt.

Summary

In September and October 1993, as in 1992, around 100 Red-crested Pochards were present on Lake Gouwee (province of Noord-Holland, The Netherlands). In this lake (1700 ha, depth 1.5-2 m) an area of 200-250 ha is

covered with stonewort (*Nitelopsis obtusa*). The first Red-crested Pochards arrived in Juni and July, and c. 30 birds molted their flight feathers in a small lake adjacent to Lake Gouwee. Only after the moult of flight feathers had been completed (late August) were the ducks seen foraging on Lake Gouwee and did their numbers reach a maximum. The birds fed on *Nitelopsis* and were not seen foraging outside the area covered by stoneworts. The period during which bird numbers were highest coincided with the period of highest plant biomass, and after this biomass had dropped to 10% in late October, the birds left.

Concentrations of Red-crested Pochards, comparable to the one on Lake Gouwee, hardly occurred after stoneworts had disappeared from most larger waterbodies in The Netherlands as a result of the deterioration of water quality. Changes in the numbers of Red-crested Pochards are closely linked to changes in stonewort abundance. In recent years, due to government measures taken to improve water quality, transparency has increased in several waters and the stoneworts have returned. The recent increase in the Dutch population of Red-crested Pochards is thought to be a response to these improvements.

No other bird shows a relationship to stonewort as clearly as the Red-crested Pochard; in several food studies it was the dominant food-type, or even the only type found. The nature of this relationship has not been fully understood yet. In this paper, it is suggested that the stoneworts supply the birds with specific nutrients, which are obtained by other bird species through the consumption of animal food. Especially during the moult of contour feathers in September and October Red-crested Pochards concentrate in lakes with large quantities of stonewort, often after migration over great distances. During the growth of feathers relatively large quantities of sulfur are needed, as the main component of feather composition is keratin, a protein with a relatively large proportion of sulfur containing amino acids. Stoneworts are known to store sulphate and to produce several compounds containing sulfur, and can probably be used as a source of sulfur. Besides sulfur, stoneworts also accumulate calcium, which might also be of use to the ducks, since animal food is hardly eaten.

While in Lake Gouwee the number of Red-crested Pochards has increased, other stonewort-containing lakes have not been (re)colonized yet. This may have to do with differences in composition between different species of stonewort (*Nitelopsis* versus *Chara*). However, the recovery of the aquatic vegetation in these lakes seems to have started a few years later than in Lake Gouwee and certain sites might simply not have been 'discovered' yet. Water quality in the larger waterbodies in The Netherlands is likely to improve still further, and even larger numbers of Red-crested Pochards are expected in the near future.

Literatuur

- ALLOUCHE L., ROUX P. & TAMISIER A. 1988. Position trophique des Nettes Rousses (*Netta rufina* Pallas) hivernant en Camargue. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 43: 167-175.
- BERNDT R. K. & BUSCHE G. 1993. Vogelwelt Schleswig-Holsteins, 4. Ornith. Arbeitsgem. Schleswig-Holstein und Hamburg e. V., Neumünster.
- BLOEMENDAAL F. H. J. L. & ROELOFS J. G. M. 1988. Wa-

- terplanten en waterkwaliteit. KNNV, Utrecht.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (eds.) 1977. The Birds of the Western Palearctic. Vol I. Oxford University Press, Oxford.
- DOEF R. W., COOPS H., HOLLEBEEK P. & KERKUM F. C. M. 1992. Opvallende ontwikkelingen in het Wolderwijd in het voorjaar van 1992: Kranswieren en Zoetwaterpoliepen. Rapport 92.103X, Rijkswaterstaat RIZA, Lelystad.
- VAN DIJK G. 1979. Het Veluwemeer als pleisterplaats voor watervogels. Watervogels 4: 171-187.
- DUEL H., DURING R. & THISSEN J. B. M. 1988. Ecologisch profiel van enkele plante- en diersoorten van binnenwateren. Rapport R 88/10c, TNO, Delft.
- FOX, A. D., JONES T. A., SINGLETON R. & AGNEW A. D. Q. 1994. Food supply and the effects of recreational disturbance on the abundance and distribution of wintering Pochard on a gravel pit complex in southern Britain. *Hydrobiologia* 279/280: 253-261.
- GERRITSEN G. J. & LOK J. 1986. Vogels in de IJsseldelta. IJsselakademie, Kampen.
- HAURI R. 1989. Zum Vorkommen und zur Biologie der Kolbenente *Netta rufina* in der Schweiz 1974-1988, mit besonderer Berücksichtigung des Thunersees. Orn. Beob. 86: 69-87.
- HOOTSMANS M. J. M. & BREUKELAAR A. W. 1990. De invloed van waterplanten op de groei van algen. *H₂O* 23: 264-266.
- HOOTSMANS M. J. M. & VERMAAT J. E. 1991. Macrophytes, a key to understanding changes caused by eutrophication in shallow freshwater ecosystems. Int. Inst. for Hydraulic and Environmental Engineering (IHE), Delft.
- HUXTABLE R. J. 1986. Biochemistry of Sulfur. Plenum Press, New York.
- VAN IMPE J. 1985. Contribution a la mue des rémiges chez la Nette à huppe rousse *Netta rufina* (Pallas) en Espagne du nord. *Alauda* 53: 1-10.
- JONKERS D. A., KOLE R. A. & TAAPKEN J. 1987. Vogels tussen Vecht en Eem. Avifauna van het Gooi, de Vechtstreek en de Eempolders. VWG Het Gooi en Omstreken, Hilversum.
- LEENTVAAR P. 1961. Hydrobiologische waarnemingen in het Veluwemeer. *Levende Natuur* 64: 273-280.
- 1966. Plant en dier in het Veluwemeer. *Waterkampioen* 1966/1: 18-20.
- DE LEEUW J. & NOORDHUIS R. 1991. Predatie van Driehoeksmosselen door watervogels. Literatuuronderzoek en prognose van de invloed op het rendement van het biologisch filter. Rapport 91.050, Rijkswaterstaat RIZA, Lelystad.
- LORENTE G. A., RUIZ X. & SERRA-COBA J. 1986. Alimentation automnale de la Nette Rousse (*Netta rufina*, Aves, Anatidae) dans le delta de l'Ebre, Espagne. *Vie et Milieu* 36: 97-107.
- MAIER E. X. 1972. De kranswieren (Charophyta) van Nederland. *Wet. Meded. K. Ned. Natuurh. Veren.* 93, Hoogwoud.
- MAYAUD N. 1966. Contribution à l'histoire de *Netta rufina* (Pallas), la Nette à huppe rousse en Europe occidentale. *Alauda* 34: 191-199.
- MEIJER M.-L. & DOEF R. W. 1991. Actief biologisch beheer als herstel voor de Bleiswijkse Zoom: Resultaten van de eerste drie jaar na de ingreep (1987-1989). Rapport 91.004, Rijkswaterstaat RIZA, Lelystad.
- MINISTERIE VAN VERKEER EN WATERSTAAT 1990a. Eutrofiëring. Basisrapport Derde Nota Waterhuishouding. Rapport 89.034, Rijkswaterstaat DBW/RIZA, Lelystad.
- MURPHY M. E. & KING J. R. 1984. Dietary sulfur amino acid availability and molt dynamics in White-crowned Sparrows. *Auk* 101: 164-167.
- MÖRZER BRUINS M. F. 1953. Het Zwarte Meer. *Levende Natuur* 56: 161-166.
- NAT E., SIMONS J., DE LA HAYE M. A. A. & COOPS H. 1994. Historisch en actueel verspreidingsbeeld van kranswieren in Nederland in samenhang met waterkwaliteitsfactoren. Rapport 94.148X, Rijkswaterstaat RIZA, Lelystad.
- NEUBAUER W. 1988. Ein Beitrag zum Anatidenvorkommen des Krakower Sees. *Beitr. Vogelk.* 34: 253-285.
- NOORDHUIS R. 1989. Patronen in slagpenrui: Oecofysiologische aanpassingen. *Limosa* 62: 35-45.
- in druk. Macrofauna in de Gouwzee. *Graspieper*.
- PIERSMA T. 1988. Breast muscle atrophy and constraints on foraging during the flightless period of wing moulting Great Crested Grebes. *Ardea* 76: 96-106.
- PLATZ F. 1964. Zeremonielles Füttern bei der Kolbenente. *J. Ornithol.* 105: 190-196.
- PRINS K. H., NOORDHUIS R., MARTEIJN E. C. L. & SNOEK M. 1993. Biologische monitoring zoete rijkswateren 1992. Rapport 93.028, Rijkswaterstaat RIZA, Lelystad.
- DE REDELIJKHEID M. & SCHEFFER M. 1990. Verspreiding en dynamiek van ondergedoken waterplanten in de randmeren. Rapport 89.036, Rijkswaterstaat DBW/RIZA, Lelystad.
- SALOMONSEN F. 1968. The moult migration. *Wildfowl* 19: 5-24.
- SCHIFF J. A. 1962. Sulfur. In R. A. LEWIN (ed.), *Physiology and biochemistry of algae*, p. 239-246. Academic Press, New York.
- SCHNEIDER-JACOBY M. & VASIC V. F. 1989. The Red-crested Pochard *Netta rufina* breeding and wintering in Yugoslavia. *Wildfowl* 40: 39-44.
- SCHUSTER S. 1970. Mausezug, Herbstdurchzug und Winterbestand häufiger Tauchenten im nördlichen Alpenvorland. *Vogelwelt* 91: 81-88.
- 1976. Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. *Orn. Beob.* 73: 209-224.
- SCHUSTER S., BLUM V., JACOBY H., KNÖTSCH G., LEUZINGER H., SCHNEIDER M., SEITZ E. & WILLI P. 1983. Die Vögel des Bodenseegebietes. *Ornith. Arbeitsgem.* Bodensee, Konstanz.
- SIMONS J. 1991. Decline of the Characeae community in the shallow peat lake Botshol. In J. ROZEMA & J. A. C. VERKLEIJ (eds.), *Ecological responses to environmental stresses*, p. 161-169. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SIMONS J., OHM M., DAALDER R., BOERS P. & RIP W. 1994. Restoration of Botshol (The Netherlands) by reduction of external nutrient load: recovery of the Characean community, dominated by *Chara connivens*. *Hydrobiologia* 275/276: 243-253.
- SUTER W. 1982. Die Bedeutung van Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee) als wichtiges Überwinterungsgewässer für Tauchenten (*Aythya*, *Bucephala*) und Blässhuhn (*Fulica atra*). *Orn. Beob.* 79: 73-96.
- SZIJJ J. 1965a. Ökologische Untersuchungen an Entenvögeln (Anatidae) des Ermatinger Beckens (Bo-

- densee). Vogelwarte 23: 24-71.
- 1965b. Zur Ökologie der Tauchenten. Vogelwelt 86: 98-104.
- 1975. Probleme des Anatidenzuges dargestellt an den Verlagerungen des Europäischen Kolbenentenbestandes. Ardeola 21: 153-171.
- TIMMERMAN A. 1962. De Krooneend (*Netta rufina*) als broedvogel in Nederland (i.v.m. het Europese optreden). Limosa 35: 28-39.
- TIMMERMAN A. & KORIDON J. A. F. 1963. Veranderingen in vegetatie en vogelbevolking van het Zwarte Meer. Levende Natuur 66: 227-232.
- BIJ DE VAATE A. 1983. Een bijdrage tot de kennis van de hydrobiologie van de Gouwzee. Rapport 25abw, Rijksdienst IJsselmeerpolders, Lelystad.
- WEISE R. 1993. Nahrung und Nahrungserwerb der Kolbenente *Netta rufina*. Orn. Beob. 90: 67-74.
- WIGGELAAR A. J. & VEENMAN J. 1960. Botshol. Een inventarisatie van de vogelwereld. Stichting Commissie voor de Vecht en het oostelijk en westelijk plassengebied, Amsterdam.
- VAN DER WINDEN J., HAGEMEIJER W., HUSTINGS F. & NOORDHUIS R. 1994. Hoe vergaat het de Krooneend *Netta rufina* in Nederland? Limosa 67: 137-146.
- WIUM-ANDERSEN S., ANTHONI U., CHRISTOPHERSEN C. & HOUEN G. 1982. Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). Oikos 39: 187-190.
- WOOD R. D. & IMAHORI K. 1964. A revision of the Characeae. Vol. II, Iconograph. Verlag J. Cramer, Weinheim.
- ZOMERDIJK P. 1993. Krooneenden in en rond de Gouwzee. Graspieper 13: 126-129.

Paul S. Ruiters, Ruurd Noordhuis & Marcel S. van den Berg, Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling, Postbus 17, 8200 AA Lelystad

Aanvaard voor opname 10 oktober 1994